

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

*A-33073*

На правах рукописи

**КУЗНЕЦОВА  
Елена Николаевна**

**РОСТ РЫБ И СТРАТЕГИИ ИХ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ**

03.00.10 – Ихтиология

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

**Москва, 2003**

Работа выполнена в Лаборатории экологии рыб Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор  
доктор биологических наук, профессор  
доктор биологических наук, профессор

Воловик С.П.  
Новиков Г.Г.  
Пономаренко В.П.

Ведущая организация - Институт океанологии РАН

Защита состоится 4 апреля 2003 г. в 11 часов на заседании диссертационного совета Д 307.004.01 при Всероссийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) по адресу:  
107140, г.Москва, ул.Верхняя Красносельская, д.17.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ВНИРО.  
Отзывы на автореферат в двух экземплярах, заверенные печатью, просим присылать на имя ученого секретаря диссертационного совета.

Автореферат разослан 4 марта 2003 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



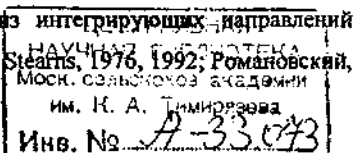
Т.Б.Агафонова

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность исследования.** С ростом и размерно-возрастным составом рыб теснейшим образом связан характер динамики стада (Васнецов, 1934, 1947, 1953, 1958; Никольский, 1974; и др.). В совокупности со смертностью рост определяет скорость продуцирования икhtiомассы. Скорость роста определяет возраст наступления полового созревания (Васнецов, 1934; Монастырский, 1940; Alm, 1959), в значительной мере определяющий репродуктивный потенциал популяции (Северцов, 1941, Cole, 1954; и др.). Данные о темпе роста используются при построении популяционных и экосистемных моделей (Мина, 1973; Никольский, 1974; и др.).

Многообразные аспекты изучения роста животных вообще, и рыб в частности, рассматриваются в огромном числе публикаций. Периодически появляются обзорные и обобщающие работы. Так, в 1935 г. опубликован сборник "Рост животных", включающий статьи И.И.Шмальгаузена и других авторов, в 1959 г. опубликовано "Руководство по изучению возраста и роста рыб" Н.Л.Чугуновой, в 1976 г. вышла книга М.В.Миной и Г.А.Клевезаль "Рост животных", в 1996 г. – книга А.А.Яржомбека «Биологические ресурсы роста рыб», в 2000 г. – книга Г.Г.Новикова "Рост и энергетика развития костистых рыб в раннем онтогенезе", в 2001 г. – книга Ю.Ю.Дгебуадзе "Экологические закономерности изменчивости роста рыб". Имеется ряд зарубежных работ, в которых показана актуальность исследований роста рыб и рассматривается методология этих исследований (например, Graham, 1929; Parker, Larkin, 1959; Weatherley, 1972; 1987; Bagenal, Tesch, 1978; Ricker, 1973; Dickie, 1978; Tesch, 1968, 1978; Ricker, 1979; Casselman, 1987; Chilton, Beamish, 1982; Carlander, 1987; Gutreuter, 1987; Moreau, 1987; Weatherley, Gill, 1987; Weisberg, Frie, 1987; Secor et al, 1995; и др.), однако потребность в проведении дальнейших исследований не уменьшается.

Рост и другие, связанные с ним популяционные характеристики (размерно-возрастной состав, возраст начала воспроизводства, длительность генеративного периода, продолжительность жизни и т.д.), являются важнейшими составляющими жизненной стратегии популяции, вида. Изучение стратегий жизненных циклов во второй половине 20 в. оформилось как одно из интегрирующих направлений современной популяционной биологии (Cole, 1954; Stearns, 1976, 1992; Романовский,



1989, 1998; и др.), объединяющее несколько различных дисциплин (демография, динамика численности, популяционная генетика, физиология, математическое моделирование). Использование имеющихся в этой сфере достижений в системе научного обеспечения рыбного промысла представляется актуальным.

В настоящей работе представлены результаты исследования роста рыб различных экологических и систематических групп: минтая *Theragra chalcogramma* (Gadidae) важнейших промысловых стад, нескольких видов камбаловых (Pleuronectidae), а также солоноватоводных сигаев (Coregonidae) моря Лаптевых. Выбор объектов исследования не случаен.

Минтай является безусловным доминантом бореальных тихоокеанских экосистем. Это – объект номер один мирового рыболовства, максимальный вылов которого в водах России составил 3,6 млн.т (1986 г.). Актуальность проведенных исследований роста минтая определяется его широким распространением в северной части Тихого океана и исключительной ролью в сообществах рыб, недостаточной изученностью вопросов роста минтая в его обширном ареале, значительной востребованностью данных по росту и возрастному составу для оценки состояния запасов и прогнозирования уловов.

Камбаловые - экологические доминанты донных биоценозов и важнейшие промысловые объекты. В сравнительном исследовании камбаловые представляют также интерес ввиду некоторых специфических особенностей их роста и жизненного цикла.

Сиговые - доминанты высокоарктических солоноватоводных экосистем. Использование биоресурсов высокоарктических морей практически сводится к промыслу этих рыб. На сиговых в аркто-субарктических экосистемах приходится 70-80% икhtiопродукции (Решетников, 1979). В Западной Сибири их ежегодный вылов во второй половине 80-х годов составлял 9-11 тыс. т (Полымский, Крохалевский, 1990), в Восточной Сибири - более 17 тыс.т (Андриенко, Пушкина, Халатян, 1990). Около половины общего улова сиговых Сибири составляют представители солоноватоводного комплекса, который образуют омуль *Coregonus autumnalis*, ряпушка *C.sardinella* и муксун *C.muksun*, а также нельма *Stenodus leucichthys neima*.

Исследование экологических доминантов является наиболее рациональным путём познания экосистем. Рост исследованных видов рыб имеет свои особенности, в значительной мере связанные с особенностями стратегий их жизненных циклов.

**Цель и задачи исследования.** Цель исследования - выяснение закономерностей роста и характера жизненных стратегий ряда видов рыб, доминирующих в бореальных и арктических водных экосистемах, разработка рыбохозяйственных рекомендаций на основе полученных данных.

Реализация поставленной цели потребовала решения следующих основных задач: общая биологическая и рыбохозяйственная характеристика объектов исследования; определение методических подходов к определению их возраста и темпа роста; характеристика размерно-возрастного состава и важнейших параметров роста рыб, исследованных стад, анализ изменчивости этих показателей, связанной с полом, возрастом, популяционной принадлежностью; анализ факторов среды, влияющих на размерно-возрастной состав популяций и темп роста; выяснение соотношений между особенностями роста рыб и стратегиями их жизненных циклов; анализ связей между размерно-возрастным составом, темпом роста рыб и их промысловым использованием, исследование соотношений между жизненным циклом, репродуктивным потенциалом, условиями среды и допустимым изъятием; подготовка рекомендаций по рационализации промысла, совершенствованию оценок допустимого улова

**Теоретическое значение и научная новизна.** Впервые выполнены следующие исследования:

- в сравнительном плане исследованы закономерности роста ряда важнейших промысловых стад минтая, проанализированы факторы географической изменчивости его роста;
- исследована изменчивость размерно-возрастного состава и темпа роста баренцевоморской морской камбалы за весь период промысла;
- в сравнительном плане исследованы закономерности роста всего комплекса экологических доминантов высокоарктической солонатоводной системы (периодичность, изменения в онтогенезе, географическая, межгодовая, долговременная изменчивость, влияние факторов среды);

- исследована связь особенностей роста ряда экологических доминантов со стратегиями их жизненных циклов;
- проведён анализ возможностей использования положений концепции жизненных циклов в рыбохозяйственных исследованиях, выяснены соотношения между длительностью генеративного периода, повторностью нереста и репродуктивным потенциалом популяции;
- дано описание жизненных стратегий экологических доминантов с использованием двухмерной и трёхмерной классификаций стратегий жизненных циклов, выяснена связь между характером жизненной стратегии вида и возможностями его промыслового использования;

**Практическое значение.** Анализ возрастного состава, закономерностей весового роста, многолетней динамики уловов минтая и спроса на сырьё разного качества позволил обосновать необходимость бережного отношения к поколениям, начинающим входить в нерестовое стадо, и перенесения основного изъятия на более старшие возрастные группы. Полученная совокупность данных и обобщений, характеризующих темп роста и жизненные циклы солонатоводных сигов моря Лаптевых в связи с изменчивостью среды, а также их промысел, может быть использована для организации мониторинга популяций как основы управления, для совершенствования подходов к регулированию рыболовства. Показано, что модели, основанные на характеристиках жизненного цикла, как бы ни были они интересны в теоретическом плане, в силу ряда причин не могут непосредственно использоваться для целей определения изъятия, и не предназначены для этого; для этой цели пригодны подходы и модели, использующие такие характеристики, в которых интегрированы различные проявления жизнедеятельности организмов в конкретных условиях среды

**Апробация работы.** Результаты исследований по теме диссертации были представлены на отчетных сессиях ВНИРО в 1996-2002 гг., на всероссийской конференции "Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса, включая промысел" (Астрахань, 1994), конференции "Современное состояние и перспективы исследований экосистем Баренцева, Карского морей и моря Лаптевых" (Мурманск, 1995), Первом Конгрессе ихтиологов России (Астрахань, 1997), симпозиуме "Биологические ресурсы побережья российской Арктики" (Беломорск,

2000), международной Конференции "Биологические ресурсы окраинных и внутренних морей России и их рациональное использование" (Ростов, 2000), Восьмом Съезде гидробиологического общества РАН (Калининград, 2001), Третьем Конгрессе по рыболовству (Пекин, 2000), научно-техническом симпозиуме "Современные средства воспроизводства и использования водных биоресурсов" (Санкт-Петербург, 2000), 11-ой Конференции PICES (Циндао, 2002), на Четвертом и Пятом Международных Симпозиумах по камбалам (Северная Каролина, 1999; остров Мен, 2002 г.), Международной Конференции по проблемам Каспия (2002)

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 35 работ.

**Объем и структура работы.** Диссертация изложена на 330 страницах, включает 64 рисунка, 109 таблиц; список литературы содержит 316 названий на русском и 107 на иностранном языке. Рукопись состоит из введения, четырех частей, 20 глав и выводов.

## **ГЛАВА 1. Основные понятия концепции стратегии жизненного цикла**

Особенности роста, размерно-возрастной состав, возраст начала размножения, и ряд других признаков популяции входят в систему адаптаций, определяющих стратегию её жизненного цикла. Стирнс (Stearns, 1989) определяет стратегию как совокупность взаимно адаптированных характеристик, созданных естественным отбором для решения определённых экологических задач. С динамическими популяционными параметрами связан энергетический бюджет особи, т.е. распределение поступающей энергии между поддержанием соматических тканей, ростом и размножением (Gadgil, Bossert, 1970; Романовский, 1998). Увеличение вклада энергии в какой-либо процесс приводит к перераспределению энергии по всем составляющим энергобюджета. Термин «стратегия» - антропоморфный по своему происхождению, однако он получил широкое распространение в исследованиях жизненных циклов. Его преимущество заключается в том, что он отражает некоторую целостность и направленность системы адаптаций.

Среди зоологов наиболее популярны представления о двух первичных стратегиях, соответствующих результатам  $r$ - и  $K$ - отбора.  $K$ -отбор назван так в соответствии с константой уравнения логистической функции, обозначающей плотность насыщения. Альтернативный  $r$  - отбор действует в системах, где селективное преимущество получают популяции с высокой скоростью роста,

вкладывающие максимум энергии в размножение. Большая или меньшая принадлежность популяции к той или иной стратегии выявляется при сравнительном анализе. Несовершенство этой классификации проявляется в том, что в отношении ряда популяций наблюдается парадоксальная ситуация, когда по одним признакам они могут быть отнесены к крайним r-стратегам, а по другим – к K-стратегам (Романовский, 1989). Фитоценологами предложена классификация, отражающая трёхмерное пространство первичных стратегий (Раменский, 1938; Grime, 1979). Более обстоятельно она рассмотрена в заключительной части работы в связи с анализом полученных результатов.

Истоки современной концепции жизненного цикла, можно найти в трудах многих биологов. Анализ важнейших аспектов явления, которое именуется здесь как стратегия жизненного цикла, был проведён С.А.Северцовым (1941). Взаимосвязь различных экологических адаптаций нашла отражение в статьях В.В.Васнецова (1938, 1953). Биологическое значение различных характеристик жизненных циклов рассматривалось в ряде известных российских публикаций (Монастырский, 1949; Лапин, 1961, 1971; Никольский, 1965, 1974 и др.; Мина, 1971; Мина, Клевезаль, 1976; Криксунов, 1979; Малкин, 1999; и др.). Важнейшие модельные теоретические подходы к анализу жизненных циклов были сформулированы Коулом (Cole, 1954), который исследовал воздействие изменений ряда характеристик жизненных циклов на репродуктивный потенциал популяции. Работа Коула стимулировала многочисленные дальнейшие исследования, в которых его результаты пересматривались, уточнялись и дополнялись (Lewontin, 1965; Murdoch, 1966; Gadgil and Bossert, 1970; Bryant, 1971; Charnov and Schaffer, 1973; Stearns, 1976, 1977; Rose, 1983; Roff, 1992; Stearns, 1992; Charnov, 1993; и др.). Теоретические положения этого научного направления способствуют лучшему пониманию процессов, происходящих в популяциях. Существующие сложные взаимоотношения между особенностями роста рыб, стратегиями жизненных циклов, условиями среды, репродуктивным потенциалом и промысловым изъятием на примере исследованных рыб рассматриваются в заключительной части работы.

## ГЛАВА 2. Материал и методика

Обработаны материалы по минтаю, собранные в 1993-2000 гг. в тихоокеанских водах у северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки



(восточнокамчатское стадо), в 1996-2001 гг. в восточной части Охотского моря у Западной Камчатки (восточноохотоморское стадо), в 1996-1998 гг. в Наваринском и Олюторском районах Берингова моря (табл.1). Сбор материала проводился на среднетоннажных судах, оснащённых донным и пелагическим тралями. При определении возраста использовали отолиты, чешую и лучи грудных плавников. В основном, определение возраста проводилось по поперечному срезу отолита, проходящему через ядро, отшлифованному и прокаленному на пламени спиртовки (Chilton, Beamish, 1982).

Таблица 1. Основные материалы по росту минтая (экз.)

Район работ	Промеры	Биоанализ	Определ. возраста
Сев. Курилы, ю-в. Камчатка	231441	3427	3427
Вост. часть Охотского моря	5999	5999	5999
Берингово море	1484	1484	1484

Сбор материала по палтусу проводился в 1998 г. на склоне Медвежинской банки, в районе Копытова и в Зюйдкапском жёлобе в диапазоне изобат от 500 до 860 м. Возраст определяли по поперечному срезу отолита и по чешуе. Полученные результаты сравнивались с данными Г.П. Низовцева за 60-е годы (Низовцев, 1968, Nizovtsev, 1991). Материалы по росту морской камбалы (табл.2) были собраны в 1999-2001 гг. в южной части Баренцева моря. Полученные данные сравнивались с таковыми Г.И. Милинского за 30-е гг. (Милинский, 1938), за 1944-1945 гг. и М.В. Ковцовой за 60-70-е гг. (Ковцова, 1976, 1982, 1985).

Таблица 2. Основные материалы по росту камбаловых рыб (экз.)

Вид рыбы	Промеры	Биоанализ	Определ. возраста
Черный палтус	13063	605	605
Морская камбала	36547	3946	2913
Двухлиня. камбала	2703	789	789

Материалы по росту северной двухлинейной камбалы собраны в тихоокеанских водах северных Курильских о-вов и у юго-восточной Камчатки в 1996 г. Помимо роста исследовано питание (по визуальным определениям). Возраст камбал определяли по поперечному срезу отолита.

При исследовании роста сиговых обработаны материалы (табл.3), собранные в 1961-1965 гг. в ряде районов побережья моря Лаптевых, дельты и нижнего течения р. Лены, данные Росрыбвода за 80-90-е гг., опубликованные материалы Авсринцева (1932) и Коссова (1932) за 1930 г. а также полярных станций. Рыбу отлавливали сетями с разной ячеей, мальковым и промысловыми неводами. Возраст определяли

по чешуе. Для характеристики периодичности роста использовали относительную величину прироста рыбы в год наблюдения. Рост исследовали по наблюдённым данным и обратным расчислениям с использованием соответствующих алгоритмов (Tesch, 1968; Кузнецов, 1994).

*Таблица 3. Основные материалы по росту солоноватоводных сигов (число экз.)*

Вид рыбы	Биоанализ	Определ.возраста	Обратные расчисления
Ряпушка	3112	2162	2091
Омуль	2485	1673	1606
Муксун	1466	1466	1356

При исследовании всех видов рыб придерживались сложившейся схемы исследования роста (Tesch, 1968; Мина, 1973). Определяли размерно-возрастной состав, соотношение полов, темп весового и линейного роста. Обработка материала проводилась с использованием вариационно-статистических методов (Рокицкий, 1964; Плохинский, 1970; Лакин 1980; и др.). Возрастная группа определялась числом полных лет. Длина всюду указана от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника.

#### **ЧАСТЬ I. РОСТ МИНТАЯ В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА**

Минтай, широко распространенный в северной части Тихого океана (Андряшев, 1954; Abe, 1967; Hart, 1973; Bakkala et al., 1986; Фадеев, 1986; Шунтов и др., 1993; и др.), является объектом номер один в российском и мировом рыболовстве. Его роль в сообществах рыб ряда морей и открытых вод океана исключительно высока (Моисеев, 1969; Шунтов, 1985; Фадеев, 1986; Маркина, 1987; Шунтов и др., 1993; Каредин, Борец, 2001; и др.).

#### **ГЛАВА 3. Сравнительный анализ методов определения возраста**

Исследованы возможности определения возраста минтая по чешуе, отолитам и срезам лучей грудных плавников (Кузнецова, Френкель, Кокорин, 1999). Используются два критерия качества определения возраста: 1) воспроизводимость определений, произведённых разными операторами при работе с каждой структурой и 2) сходство в оценках, полученных при определении возраста одних и тех же особей по разным структурам. Сравнению подвергнуты оценки возраста по классам длины, величина изменчивости этих оценок, полученные теоретические кривые (рис.1). При определении возраста рыб до 47 см использование всех исследованных

структур дало сходные результаты. При работе с чешуёй более крупных рыб наблюдается недооценка возраста (рис.2).

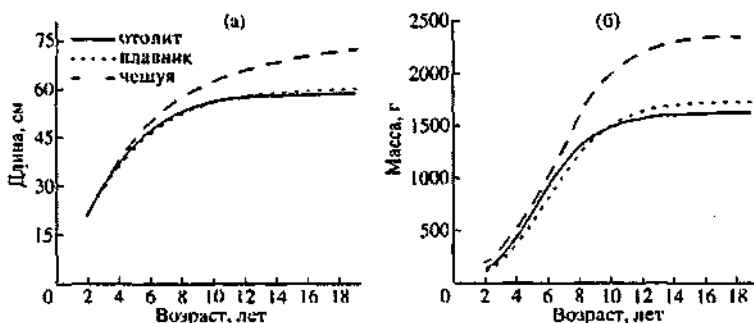


Рис.1. Линейный (а) и весовой (б) рост минтая в зависимости от метода определения возраста

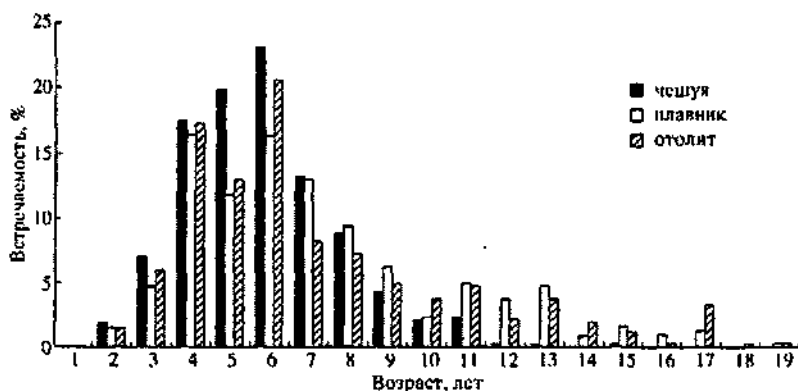


Рис.2. Распределение рыб по возрастным группам в зависимости от метода определения возраста

Изготовление препаратов плавников весьма трудоемко, поэтому предпочтительно использование отолитов.

#### ГЛАВА 4. Рост минтая в тихоокеанской водах Северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки

Исследованная популяция, именуемая восточнокамчатской (Антонов, Золотов, 1987), в конце 1970-х гг. обеспечивала общий вылов почти до 0,5 млн.т. С конца 1980-х гг. наблюдается ухудшение её воспроизводства. Корреляционный анализ данных за 1975-1994 гг. показал, что вылов минтая в значительной мере определялся

процентом рыб длиной до 32 см в уловах предшествующих лет. Связь выражена наиболее сильно при трехлетней заблаговременности определения процента молоди. Основанный на учете доли молоди в уловах долгосрочный прогноз снижения численности минтая оправдался (Кузнецов, Кузнецова, 2000).

В связи с сокращением доли молодых рыб и уменьшением биомассы популяции изменился характер распределения. Промысловые концентрации стали образовываться только в холодное время года в связи с нерестом (рис.3). Скопления стали располагаться в непосредственной близости от дна, в связи, с чем они стали малодоступны для разноглубинного трала.

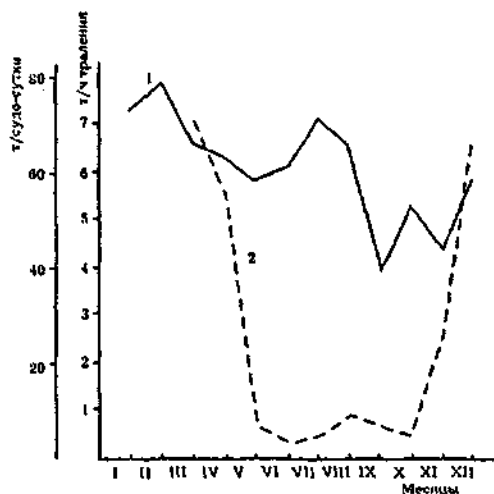


Рис.3. Динамика уловов минтая на усилии в 1978 г.(1) и в 1992 г.(2)

Начиная с 1997 г., появляется значительное число особей длиной 20-35 см в возрасте 2-4 лет (рис.4). В 1997-2001 гг. наблюдалось увеличение биомассы скоплений минтая, а также уловов среднетоннажных судов на усилии.

В связи с появлением пополнения в 1998-2001 гг. наблюдалось увеличение биомассы скоплений минтая. В 2001 г. основу скоплений составляли особи длиной 40-53 см, характеризующиеся высоким репродуктивным потенциалом. Реализации тенденции повышения биомассы не помешало даже значительное изъятие молоди минтая, наблюдавшееся в 1997-1999 гг. По-видимому, без такого изъятия был бы достигнут более высокий уровень биомассы в районе.

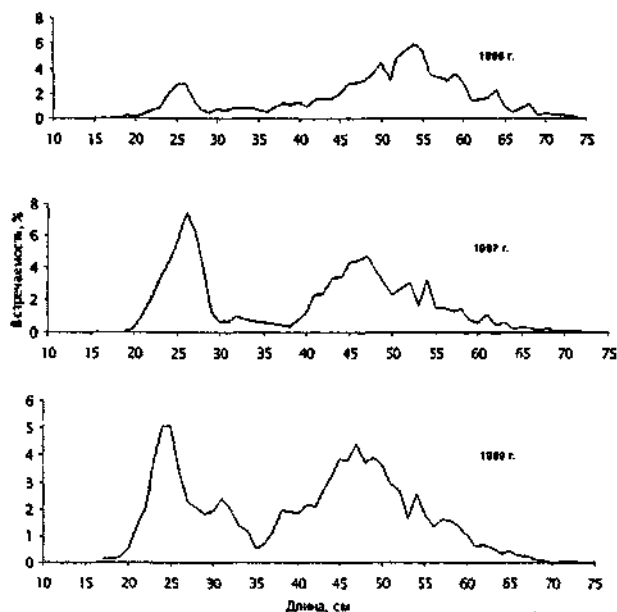


Рис.4. Размерный состав уловов минтая в осенний период 1996, 1997 и 1999 гг.

Эмпирические данные линейного и весового роста удовлетворительно описываются уравнением Берг-Ланфи. Самки среднего и старшего возраста имели более высокий темп роста, чем самцы. Сравнение данных, полученных в 90-х годах при низкой плотности популяции, с данными Н.П.Антонова (Шунтов и др.,1993) полученными в 80-х годах при высокой плотности, не показало существенных различий (рис.5).

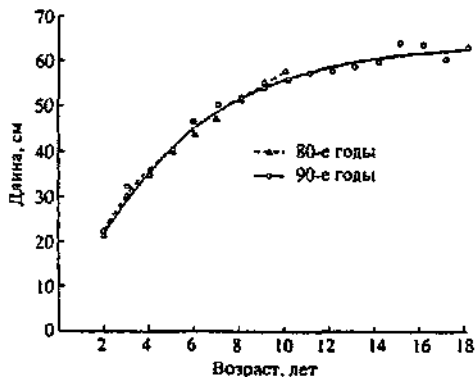


Рис.5. Линейный рост минтая в 80- и 90-е годы

### ГЛАВА 5. Рост восточноохотоморского минтая

Доля восточноохотоморского минтая в общем российском улове этого вида с середины 60-х годов колебалась в пределах от 17 до 84 %. Наиболее высокие уловы наблюдались в 1974-1975 гг. (около 1,3 млн.т), в 1984-1985 гг. (около 0,9 млн.т) и в

1995-1997 гг. (около 1.2 млн.т). После 1996 г. происходит стремительное снижение биомассы, в результате чего уловы достигают самого низкого уровня за всю историю активного промысла.

Коэффициент корреляции между годовыми уловами и средним возрастом минтая в периоды подъёмов за 1970-1999 гг. составил  $+0,7$  (рис.6). Максимальные уловы были достигнуты при высоких значениях среднего возраста (Кузнецова, 2000).

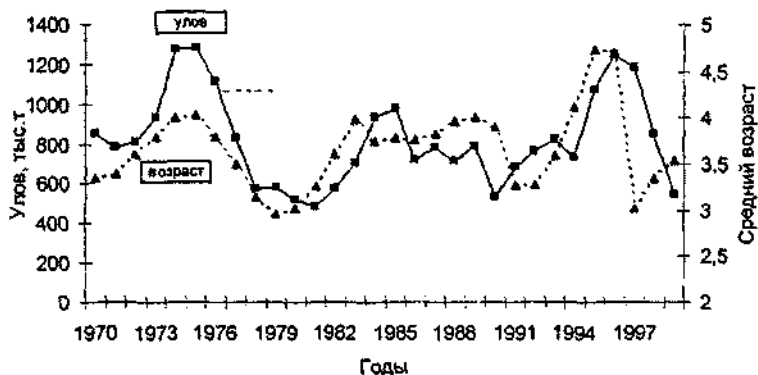


Рис.6.Связь уловов и среднего возраста у восточноооотоморского минтая

В 1994-1998 гг. в районах нереста доминировали рыбы двух смежных высокоурожайных поколений 1989-1990 гг. Массовое появление их в промысловом стаде наблюдалось в 1994 г.(рис.7), а в 1996 г. они обеспечили высокий вылов.

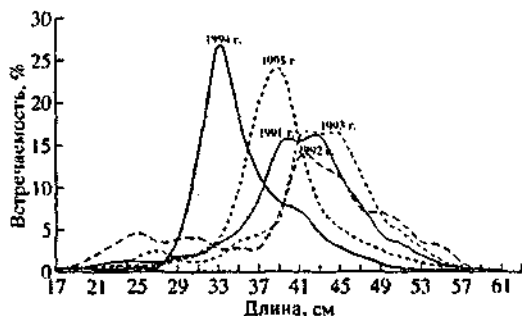


Рис.7. Размерный состав восточноооотоморского минтая в уловах 1991-1995 гг. (по материалам В.И.Радченко и А.В.Смирнова (1996))

Далее в процессе стремительного уменьшения биомассы и уловов в нерестовом стаде выделялись все те же урожайные поколения 1989-1990 гг. (рис.8). Снижение биомассы нерестового стада определялось совокупным действием промысловой и естественной смертности в условиях дефицита пополнения.

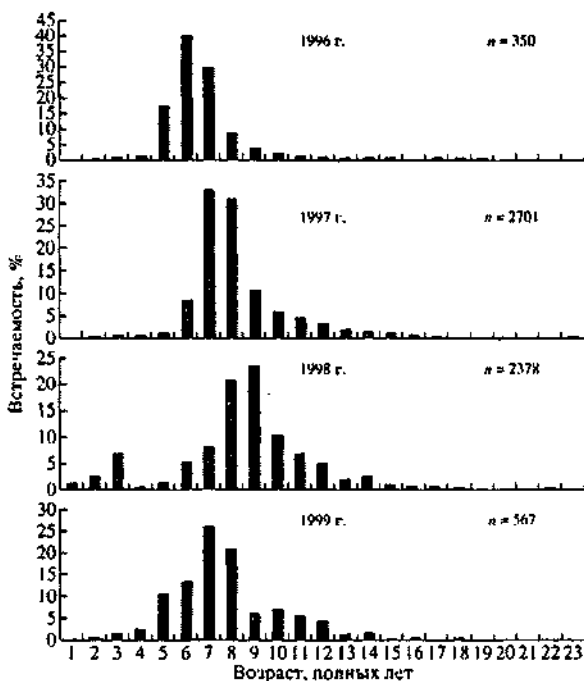


Рис.8. Возрастной состав минтая в 1996-1999 гг. в районах нереста

Таким образом, в 90-е годы наблюдалось свойственное длиннопериодическим рыбам продолжительное доминирование отдельных поколений (Кузнецова, Кузнецов, 2001). В 70-80-е годы была отмечена свойственная короткоцикловым рыбам частая смена доминирующих возрастных групп (Фадеев, 1986), которая определялась высокой частотой появления высокоурожайных и среднеурожайных поколений.

В 1999 г. произошло омоложение промыслового стада. Однако численность вступивших в него поколений была относительно невелика, что обусловило дальнейшее снижение биомассы и улова. В зимне-весенний сезон 2000 г. у западной Камчатки в уловах преобладали рыбы длиной 34-42 см. Вылов составил 340 тыс.т. В

2001 г. зарегистрирован значительный рост биомассы минтая, связанный с появлением мощных скоплений молоди, в основном, поколения 1997г. рождения (Кузнецов, 2002).

Проведённый анализ свидетельствует о необходимости бережного отношения к поколениям, начинающим вступать в состав нерестового стада и промысел, поскольку они сохраняют значительный потенциал дальнейшего наращивания биомассы. Сохранение значительной части рыб, вступающих в промысловое использование, в составе стада может обеспечить более устойчивое и эффективное воспроизводство с сохранением перспективы на дальнейший рост биомассы, а также увеличение коммерческой ценности уловов.

Описание линейного и весового роста выполнено с использованием уравнения логистической функции.

## ГЛАВА 6. Рост минтая Берингова моря

Имеются факторы, которые могут определять локальные различия в темпе роста минтая в пределах Берингова моря, к числу которых относятся обширность населённой минтаем акватории, значительные географические различия в физических условиях обитания рыб и биологической продуктивности, сложная популяционная структура. С другой стороны, проявления влияния локальных условий на рост могут быть в значительной мере замаскированы в результате значительной миграционной активности минтая.

Сравнение данных разных авторов затруднено возможными методическими различиями, а также и межгодовой изменчивостью темпов роста. Размерно-возрастные соотношения минтая в различных районах моря по состоянию на 1990 г. приведены В.П.Шунтовым с соавторами (1993). Показана противоречивость имеющихся данных и делается вывод, что темп роста минтая в восточной части моря незначительно выше, чем в его западной части. С другой стороны, отмечается, что, судя по данным Доусона (Dawson, 1990), размеры всех возрастных групп минтая возрастают от Наваринского района к Унимакскому.

Нами были обработаны имеющиеся во ВНИРО материалы по росту минтая, собранные в Наваринском и Олоторском районах Берингова моря. Кроме того, поскольку форма представления данных Доусона неудобна для сравнения, нами были сняты с его графиков и проанализированы данные по 6 районам, 4 из которых



расположены вдоль края шельфа от юго-восточной части моря до западной, а 2 включают американскую часть Алеутской котловины и нейтральные воды. Эти материалы показывают, что в направлении от американских берегов вдоль края шельфа к Наваринскому району наблюдается четко выраженная тенденция постепенного уменьшения размеров тела одновозрастных рыб. Рассмотренные районы Доусона (рис.9) расположены вдоль склонового течения, изменение характеристик водных масс которого прямо или косвенно сказывается на темпе роста минтая. Размеры одновозрастных особей из юго-восточной части Алеутского бассейна и района Донат-Хоул практически совпадают и отличаются от размеров тела рыб из районов юго-восточного шельфа, где осуществляется интенсивное воспроизводство (рис.10).

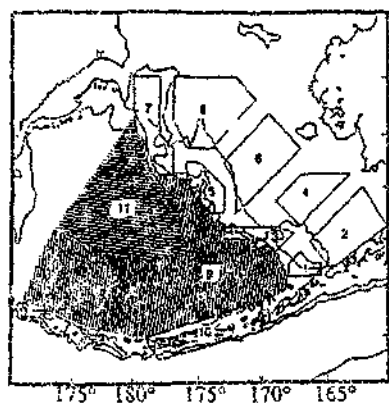


Рис.9. Районы Доусона (Dawson, 1990) в центральной и восточной частях Берингова моря

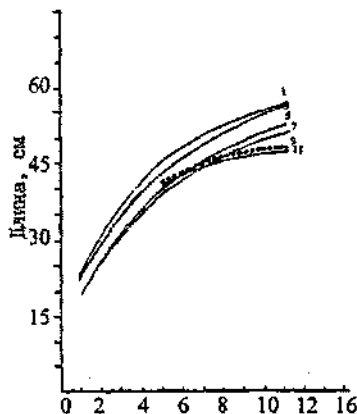


Рис.10. Линейный рост минтая из районов, расположенных вдоль края шельфа в восточной и центральной частях Берингова моря

На основе данных о росте минтая в Наваринском районе к востоку и западу от 174° в.д. и в Олоторском районе построены теоретические кривые роста. Эти данные подвергнуты сравнительному анализу в следующей главе.

## ГЛАВА 7. Сравнительный анализ роста минтая в основных районах российского промысла

Проведено сравнение темпа линейного и весового роста минтая во всём возрастном диапазоне по следующим важнейшим районам промысла: восточная часть Охотского моря (восточноохомотоморский минтай), тихоокеанские воды

северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки (восточнокамчатский минтай), Наваринский район Берингова моря к западу и к востоку от 174° в.д., Олюторский район Берингова моря.

Минтай исследованных районов имеет разные центры воспроизводства и относится к разным единицам эксплуатации (стадам). Географическое положение, абиотические и биотические условия обитания в исследованных районах существенно различаются. Сравнение проведено по самкам, учитывая различия в размерах старшевозрастных особей разного пола, преобладание самок во многих пробах и их большую продолжительность жизни.

Наибольшее сходство в показателях роста обнаружено между минтаем из Олюторского района и Наваринского к западу от 174° в.д., наиболее отличался от остальных минтай восточной части Охотского моря (рис. 11).

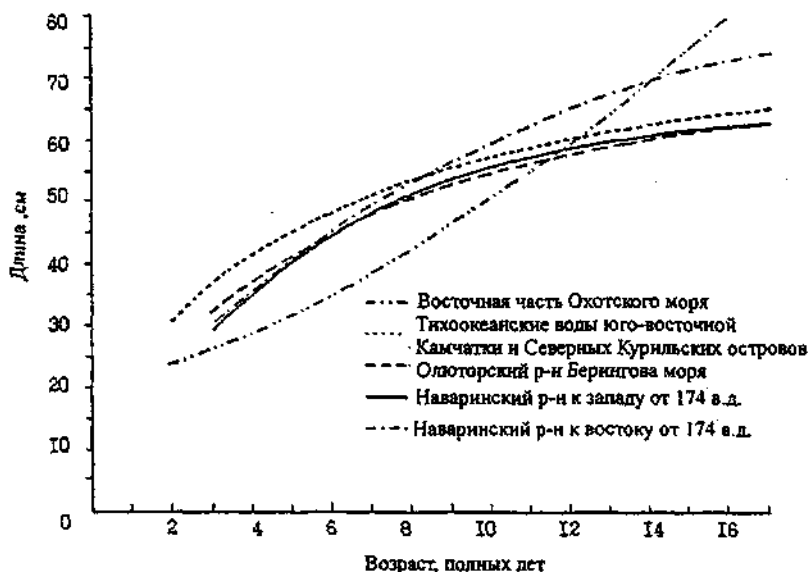


Рис. 11. Линейный рост самок минтая из разных районов.

Темп линейного и весового роста до 8-9 лет был наибольшим у восточнокамчатского минтая, наименьшим – у восточноохотоморского. У минтая Наваринского района к востоку от 174° в.д. темп роста в этом возрастном диапазоне был выше, чем у минтая Олюторского района и Наваринского к западу от 174° в.д.

Размеры тела рыб от 10 до 13 лет были наибольшими у минтая Наваринского района к востоку от 174° в.д., с 14-ти лет сходную с ними длину имели особи восточнооходоморского стада. Наименьшими размерами тела старшевозрастных рыб характеризовались особи восточнокамчатского и олюторского минтая.

Особенности темпа роста рыб до 8-9 лет соответствуют температурным условиям среды. По своим климатическим условиям Охотское море приближается к арктическим морям (Добровольский, Залогин, 1982). Соответственно, темп роста восточнооходоморского минтая младших и средних возрастных групп характеризуется самыми низкими показателями. Восточнокамчатский минтай круглый год живёт в условиях незамерзающего моря, соответственно, темп роста рыб младших и средних возрастных групп этого стада отличается наиболее высокими показателями. Берингово море, расположенное значительно севернее, характеризуется более суровыми климатическими условиями. Олюторский залив Берингова моря находится под влиянием холодного Камчатского течения. Кроме того, этот залив подвержен значительному влиянию материковых воздушных масс и зимой сильно выхолаживается. Рост минтая в Олюторском и в смежном с ним Наваринском районе (к западу от 174° в.д.) сходен. К востоку от 174° температурные условия менее суровы, так как этот район находится под влиянием относительно теплого Наваринского течения, и темп роста минтая здесь несколько выше, чем в западных районах Берингова моря.

На росте старших рыб в значительной мере сказывается факторы обеспеченности пищей и разнокачественности кормовых объектов. В Охотском море преобладающую роль в питании минтая играют эвфаузииды, однако в районе западнокамчатского шельфа ведущая роль в питании минтая принадлежит нектонным организмам (Горбатенко, Долганова, 1989). Основу питания минтая у северо-западной Камчатки составляли собственные сеголетки (70%), сеголетки мойвы и молодь серебрянки (10%), у юго-западной Камчатки - молодь кальмара. Волковым с соавторами (1990) для северо-камчатского района Охотского моря приведены самые высокие, сравнительно с другими районами Охотского и Берингова морей, показатели каннибализма (минтай в желудках составлял 70-82% по массе). Возможно, именно с обилием этих относительно крупных кормовых объектов в районе западнокамчатского шельфа, с высокой энергетической

эффективностью питания связан высокий темп роста старших особей минтая в относительно суровых климатических условиях Охотского моря. Характером весового роста восточноохотоморский минтай сильно отличается от минтая других стад (рис.12). Наблюдаемый у него тип весового роста несколько приближается к таковому камбаловых.

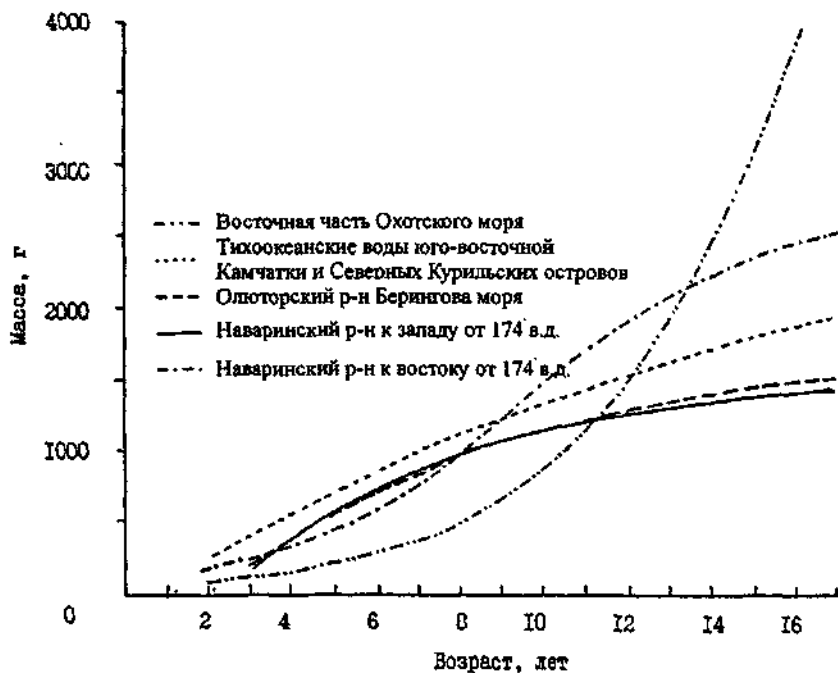


Рис.12. Весовой рост самок минтая из разных районов

Значительные межпопуляционные различия в темпе роста минтая связаны с его широким распространением, эврибионтностью и высокой трофической пластичностью.

## ЧАСТЬ II. РОСТ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ КАМБАЛОВЫХ

В северной части Тихого океана улов камбаловых в начале 60-х гг. 20 в. достигал 900 тыс.т., затем он стал уменьшаться (Фадеев, 1971). Аналогичную динамику показывают уловы камбал в Атлантическом океане. Характерными особенностями камбалового промысла являются быстрое истощение запасов в осваиваемых районах и значительное изменение размерно-возрастной структуры

стад (Милинский, 1938; Моисеев, 1953, Фадеев, 1971; Strodtman, Langhammer, 1925; Kandler, 1931; Kotthaus, 1936 и др.).

### ГЛАВА 8. Рост черного палтуса норвежско-баренцевоморского стада

Биологии и динамике численности чёрного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* норвежско-баренцевоморского стада посвящено большое число работ (Милинский, 1944; Сорокин, 1967; Федоров 1968; Низовцев, 1968, 1989; Константинов, 1976; Nizovtsev, 1991, Смирнов и др., 1993; Готовцев и др. 1998; Krzykawski, 1992; Serebrykov et. al., 1992). Наиболее подробно рост рассмотрен в работе Низовцева (Nizovtsev, 1991), основанной на материалах, собранных в 1965-1969 гг., т.е. в период высокой численности стада.

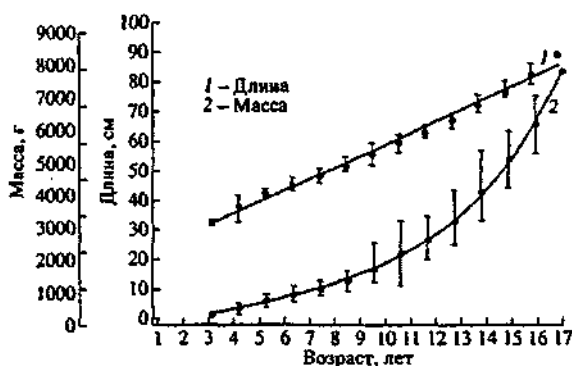
При определении возраста черного палтуса используют отолиты (Krzykawski, 1976) и чешую (Низовцев, 1989). После проведения сравнительного анализа методов определения возраста черного палтуса (Krzykawski, 1976), был сделан вывод, что наиболее пригодной структурой является чешуя. Трудности при определении возраста черного палтуса по отолитам возникали при исследовании крупных рыб. Эта работа выполнена в 70-е годы, когда еще не получил распространения метод определения возраста рыб по отшлифованному и прокаленному поперечному слому отолита (Chilton, Beamish, 1982). В связи с этим также представляет интерес вопрос о сопоставимости результатов определений возраста по различным структурам, в том числе по поперечному слому отолита. Сравнительный анализ определения возраста черного палтуса, выполненный по чешуе тремя операторами, показал идентичность оценок в 57% случаев. Результаты определения возраста рыб до 58 см у всех операторов были сходны, в отношении более крупных рыб имели существенные различия. Результаты определения по отолитам были идентичны в 88% случаев. В общем, возраст крупных особей надежнее определять по поперечному слому отолита (Кузнецова, Бондаренко, Морозов, 2001).

В 60-е годы основу траловых уловов палтуса (84%) составляли особи 7-11 лет (табл.4), средний возраст в 1964-1966 гг. составлял 9,1-9,4 года. В 1998 г. основу уловов (87%) составляли особи 5-9 лет, соответственно, средний возраст составил 7,4 года, уменьшился также модальный возраст, сократилось доля особей старших возрастных групп, что обусловило сокращение доли самок. В 1998 г. преобладание самок проявляется с 8 лет, после 10 лет они составляют 100%.

Таблица 4. Возрастной состав черного палтуса в 1966 и 1998 гг. (%)

Годы	Возраст, лет											
	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1966	0,1	0,8	4,8	10,2	22,8	27,1	16,8	7,2	5,0	2,3	2	0,7
1998	3,15	7,34	18,2	28,4	22,7	12,6	4,4	2,9	1,9	0,7	0,2	0,14

Линейный и весовой рост самцов и самок сходен до 8 лет включительно, после 8 лет темп роста самок несколько выше. В целом связь между возрастом и длиной близка к прямолинейной (рис.13). Темп весового роста черного палтуса относительно низок до 9-10 лет. После 10 лет, когда большая часть самцов уже



выбывает из состава стада, темп весового роста возрастает. Анализ с привлечением данных за 60-е годы показал, что в современный период наблюдается более высокий линейный рост рыб младших возрастных групп.

Рис.13. Линейный и весовой рост черного палтуса

## ГЛАВА 9. Рост морской камбалы баренцевоморского стада

С развитием тралового лова в Баренцевом море в начале 20 в. связано освоение запасов баренцевоморской морской камбалы, причем первоначально она составляла основу уловов (Мишинский, 1938). Учитывая низкий темп роста морской камбалы, ещё первые её исследователи (Atkinson, 1908; Heincke, 1913; Аверинцев, 1929) предполагали, что интенсификация вылова приведет к истощению запаса. В дальнейшем были отмечены большие колебания длины и массы у одновозрастных особей (Мишинский, 1938; Ковцова, 1976, 1983, 1985). В последние два десятилетия данные о темпе роста баренцевоморской морской камбалы в литературе отсутствуют. Вместе с тем значительный теоретический и практический интерес представляет современное состояние темпа её роста, размерно-возрастного состава стада, соотношения полов; актуален также анализ изменений этих показателей за весь период промысла.

Самцы и самки баренцевоморской морской камбалы в промысловом стаде различаются характером распределений рыб по длине, средними и модальными размерами. Разность в средней длине достигает 6 см. Уменьшение различий в указанных показателях наблюдалось в период нерационального промысла в 30-х гг. 20 в., когда в уловах преобладали неполовозрелые особи. Самки отличаются от самцов значительно большим предельным возрастом, более сложным возрастным составом (рис.14). В силу этого их численность должна быть меньше подвержена колебаниям, чем таковая самцов. Наибольший возраст морской камбалы, как в общих выборках, так и по размерным группам, наблюдался в 1907 г., в начальный период промысла.

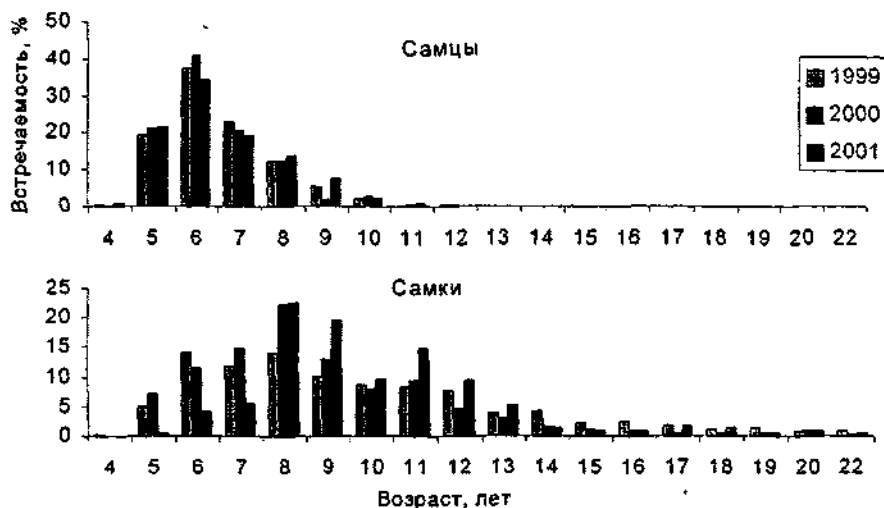


Рис.14. Возрастной состав самцов и самок морской камбалы в 1999-2001 гг.

В популяции было много старшевозрастных особей, созревание было относительно поздним, темп роста низок, плотность популяции – высока. От начального периода промысла к 30-м гг. существенно уменьшились размеры тела и возраст рыб в промысловом стаде, а также возраст полового созревания, увеличился темп роста; от 30-х гг. к 70-м несколько увеличился темп роста самок в возрасте от 6 лет, произошло дальнейшее ускорение темпа полового созревания самцов и самок; от 70-х гг. к настоящему времени произошло ускорение темпа роста самцов и самок,

дальнейшее ускорение полового созревания, доминирование самок в соотношении полов стало проявляться в более раннем возрасте (табл.5).

Таблица 5. Средняя длина баренцевоморской камбалы в разные периоды

Возраст	1935-1936 г.		1970-1976 г.		1989-2001 г.	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки	Самцы	Самки
5	29,5	30,9	30,1	30,6	29,4	29,6
6	32,0	32,2	33,7	34,0	34,3	34,4
7	34,4	33,8	35,2	36,6	37,9	37,9
8	36,9	36,0	36,8	39,7	40,6	41,0
9	38,6	38,3	37,9	42,9	43,6	43,9
10	38,7	40,3	39,7	45,7	46,2	46,5
11	42,6	44,2	40,2	48,7	48,0	49,1
12	44,1	46,8	42,1	48,4	50,7	51,9
13	-	49,7	42,3	53,3	-	54,4
14	-	52,7	43,4	56,8	-	56,9

Изменения в начале 20 в. удовлетворительно объясняются воздействием промысла на популяцию, находившуюся в естественном состоянии. Изменения последних лет, возможно, связаны с потеплением, наблюдаемым в районе Северной Атлантики. Возможно, также, что ускорение полового созревания связано с долговременным промысловым воздействием, изменяющим генетическую структуру популяции. Увеличение темпа роста, ускорение полового созревания повышают репродуктивный потенциал популяции.

#### ГЛАВА 10. Рост северной двухлинейной камбалы в тихоокеанских водах Северных Курильских о-вов и юго-восточной Камчатки

Согласно последней ревизии (Ogg, Matarese, 2000), тихоокеанские воды у Северных Курил и юго-восточной Камчатки населяет не *Lepidopsetta bilineata*, как считалось ранее, а *L. polyustra*. В пробах встречены рыбы в возрасте от 5 до 17 лет. Модальную группу самцов составляли 8-9-летние рыбы, самок – 10-летние. Среди 5-6-летних рыб преобладали самцы, в возрасте 7-8 лет самцы и самки встречались в равных долях, среди 9-летних рыб уже преобладали самки, среди 10-летних доля самцов резко снижена. В возрасте 11-14 лет самцы встречались единично, в старших возрастных группах - отсутствовали. Распределения по возрастным группам, как самцов, так и самок, близки к нормальному типу. Каких-либо резко выделяющихся своей численностью возрастных групп не отмечено. Характер размерно-возрастного состава *L. polyustra* в совокупности со стабильными уловами свидетельствует об относительно устойчивом популяции. До 9 лет кривые весового роста самцов и самок близки. Затем темп весового роста самок значительно возрастает, у самцов же с 11 лет наблюдается его снижение (рис.15). Среди самцов до этого возраста



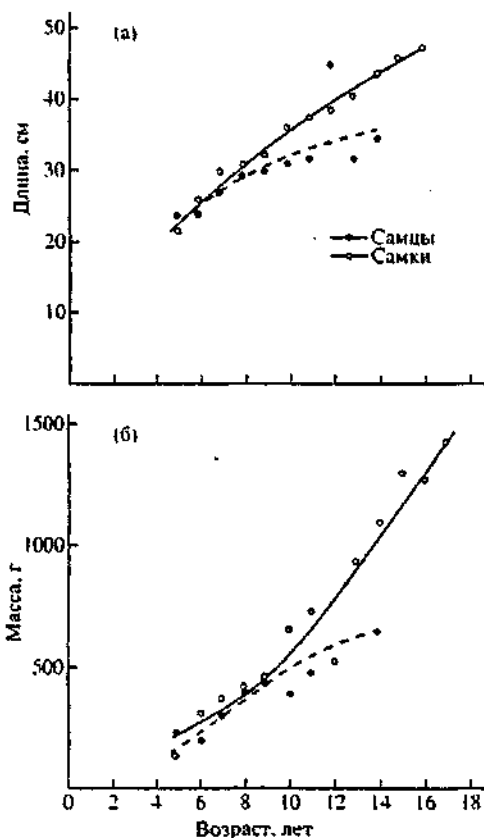


Рис.15. Линейный (а) и весовой (б) рост северной двухлинейной камбалы

доживают единичные особи. Увеличение темпов весового роста камбал старших возрастов, по-видимому, обеспечивается вовлечением новых калорийных кормов по мере роста.

### ЧАСТЬ III. РОСТ СОЛОНАТОВОДНЫХ СИГОВ МОРЯ ЛАПТЕВЫХ

#### ГЛАВА 11. Периодичность роста

Периодичность роста в течение года практически идентична у всех солонатоводных сегов: омуля, ряпушки, многотычинковой, малотычинковой и большеротой форм муксуна, независимо от существенных различий в их экологии (Кузнецова, 1993а, б, в). Она определяется влиянием температурных условий на жизнедеятельность рыб. На чешуе в норме образуется одно кольцо в год. Отсутствие существенного роста у всех солонатоводных сегов зимой связано со снижением темпов метаболизма, поэтому значительное наполнение желудков рыб пищей,

наблюдаемое в начале зимы, не может рассматриваться в качестве показателя высокой интенсивности питания. Основной нагул, результирующий в росте, происходит в период открытой воды, как и у пресноводных сигов. Небольшая продолжительность периода роста у солоноватоводных сигов определяет относительно малую величину общего годового прироста. Потенциальные возможности их роста могут реализоваться при интродукции в водоемы с более короткой гидрологической зимой, что свидетельствует о широких возможностях их использования в рыбоводстве.

## ГЛАВА 12. Анализ роста сигов по наблюдаемым данным

Исследована изменчивость темпа роста, связанная с полом, межгодовая изменчивость размерно-возрастного состава и соотношения полов в нерестовом стаде, изменение биологических показателей рыб в зависимости от времени хода (Кузнецова, 1994, 1995, 1996). В скоплениях сигов, находящихся в процессе нерестового хода, наблюдается значительно меньшая изменчивость размерного состава сравнительно с возрастным. В результате компенсационного роста первого типа (по классификации Минь и Клевезаль, 1976) у них обеспечивается "эквивинальность" роста (Bertalanfy, 1957). Судя по возрастному составу нерестовых стад, их основу составляют впервые нерестующие особи (в особенности это относится к самкам).

У всех солоноватоводных сигов обнаружены существенные различия в росте особей из локальных скоплений на местах нагула. Эти различия свидетельствуют о многолетней их приуроченности к устьевым участкам тех или иных протоков. Темп роста сигов в предустьевых пространствах разных протоков дельты находится в прямой зависимости от объемов стока, поступающих в море через эти протоки. Наиболее высокий темп роста наблюдается у рыб, нагуливающихся в предустьевом районе Трофимовской протоки, на которую за год приходится 60-70% жидкого речного стока (Антонов, 1961); относительно низкий – у рыб из предустьевого района Оленекской протоки (на Оленёкскую и Туматскую протоки вместе приходится 5-10% годового стока).

Показаны значительные отличия линейного и весового роста ряпушки от роста крупных сигов (омуль, муксун).

### ГЛАВА 13. Анализ роста сигов по данным обратных расчислений

Самки омуля и ряпушки превосходят самцов темпом роста приблизительно с возраста появления первых половозрелых рыб. Появление различий в показателях роста особей разного пола связано с существенным замедлением линейного роста после наступления полового созревания. Поскольку самцы созревают примерно на год раньше самок, замедление темпа роста у них происходит раньше, чем у самок. Кроме того, старшевозрастные самцы обычно растут медленнее самок. Некоторые различия обнаружены в росте рыб разных поколений. Линейный рост исследованных сигов, в общем, удовлетворительно описывается уравнением Берталанфи. Однако резкое замедление в возрасте полового созревания лучше описывает уравнение логистической функции. Весовой рост неполовозрелых особей омуля, а также ряпушки всех возрастов удовлетворительно описывается уравнением Берталанфи. Резкое снижение весовых приростов старшевозрастных особей омуля не описывается данным уравнением. Более приемлемо уравнение логистической функции. Сравнительный анализ роста по обратным расчислениям подтвердил основные результаты, полученные по наблюденным данным.

### ГЛАВА 14. Реконструкция изменений массы особей и оценка возможностей повторного нереста

Самки омуля в результате участия в нересте теряют более четверти своей массы. Если допустить, что в последующий период они могут иметь максимальный темп весового роста, свойственный молодым особям, то только на покрытие потерь (без учёта прироста) понадобится не менее двух полных сезонов нагула (рис.16). Потери массы самками ряпушки существенно ниже. Эти потери при максимальном темпе роста, наблюдающемся у ряпушки, могут быть компенсированы за 1 сезон. Потери массы у самцов ряпушки вдвое ниже, чем у самок. Сопоставление этих оценок с длительностью группового генеративного периода соответствующих видов показывает, что возможности повторного нереста у относительно длинноциклового вида – омуля ниже, чем у более короткоциклового – ряпушки, у самцов выше, чем у самок.

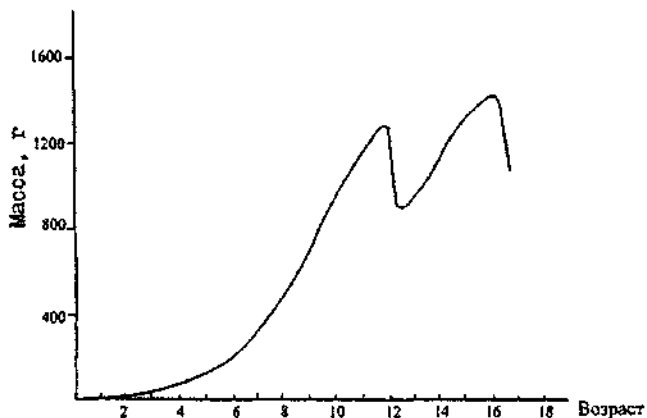


Рис. 16. Гипотетическая кривая изменений массы самки омуля, созревшей в возрасте 11+ и участвовавшей в нересте два раза

## ГЛАВА 15. Межгодовая изменчивость темпа роста солоноватоводных сигов и ее связь с факторами среды

Корреляционный анализ годовых линейных приростов всего комплекса солоноватоводных сигов, а также туводного муксуна показал наличие существенных связей (табл. 6).

Таблица 6. Корреляционный анализ годовых линейных приростов солоноватоводных сигов и туводного муксуна.

Сравниваемые виды и формы	Коэффициент корреляции	d. f.
Муксун многотычинковый – муксун большеротый	0,95***	11
Муксун многотычинковый – омуль	0,88***	10
Муксун многотычинковый – муксун малотычинковый	0,83***	11
Муксун большеротый – муксун туводный	0,83***	11
Муксун большеротый – омуль	0,82***	10
Ряпушка – омуль	0,81**	7
Муксун малотычинковый – муксун туводный	0,79**	11
Муксун многотычинковый – муксун туводный	0,76**	11
Муксун многотычинковый – ряпушка	0,75*	7
Муксун малотычинковый – ряпушка	0,74*	7
Муксун большеротый – ряпушка	0,60	7
Муксун туводный – ряпушка	0,57	7
Муксун туводный – омуль	0,50	10

Наиболее тесная связь приростов многотычинкового муксуна с приростами всех других сигов соответствует его экологической нише в данном сообществе. Многотычинковый муксун питается главным образом солоноватоводным

планктоном, наиболее значимым кормовым ресурсом эстуарной экосистемы, имеющим большое значение для питания и других солоноватоводных сига. По характеру распределения, как на местах нагула, так и нереста, он занимает как бы срединное положение сравнительно с другими сигами. При хорошем состоянии запасов он имел наибольшую численность из всех видов и форм.

Показано влияние общих факторов на рост разных видов и форм, важнейшим из которых являются атмосферные процессы (табл.7). Из исследованных факторов наиболее сильно влияет на рост солоноватоводных сига ветровой режим. При высокой повторяемости ненагонной ситуации в прибрежье происходит отжим льдов от берега, расширяется область обитания этих рыб, повышается температура воздуха и воды, что благоприятно сказывается на росте сига, обитающих не только в солоноватых водах, но и в дельте.

Таблица 7. Связь годовых приростов солоноватоводных сига и туводного муксуна с факторами среды.

Факторы среды	Омуль	Ряпушка	Муксун				Средняя связь
			Много- чинковый	Малотычи- ковый	Большеро- тый	Туводный	
Темпер. воздуха	0.54	0.83**	0.44	0.54	0.36	0.39	0.52
Темпер. воды	0.52	0.54	0.52	0.22	0.31	0.10	0.37
Зимние расходы	0.16	-0.08	0.20	0.16	0.28	0.25	0.16
Летние расходы	0.07	-0.19	0.06	-0.37	-0.02	-0.27	-0.12
Летний уровень	-0.27	-0.69*	-0.34	-0.61*	-0.33	-0.57	-0.47
Солнеч. сияние	0.12	0.10	0.34	0.07	0.49	0.57	0.28
Ветровой режим	0.60*	0.69*	0.85*	0.45	0.65*	0.55	0.60

#### ГЛАВА 16. Долговременные изменения размерно-возрастного состава солоноватоводных сига

Наиболее существенные изменения в размерно-возрастном составе произошли в период с 1930 по 1960-е гг., с 60-х по 90-е значительных изменений не произошло. Основные изменения в составе нерестовых стад муксуна заключаются в уменьшении доли старшевозрастных рыб и предельных размеров, что может быть объяснено развитием интенсивного промысла. Соответственно, произошло уменьшение средних размеров на 1,4-2,4 см при сохранении модальных значений. В размерно-возрастном составе ряпушки за 60-летний период происходили относительно небольшие изменения.

Очень значительные изменения в размерно-возрастном составе произошли у омуля. Средняя длина самцов уменьшилась на 3,4 см, самок – на 3,9 см. Модальные размеры, как самцов, так и самок уменьшились на 3 см. В 1930 г. самцы длиной 48 см (мода) и выше составляли 66,1%, в 1961 – лишь 7,3%; самки длиной от 51 см

(мода) и выше в 1930 г. составляли 71,2%, в 1961 – 6,9%. Селективная роль промысла не могла так сильно сказаться на размерах такой долгоживущей рыбы за 30 лет, т.к. за это время сменилось лишь два поколения. Вероятно, основным фактором наблюдающихся изменений является климатический (потепление, уменьшение ледовитости моря).

#### **ГЛАВА 17. Возможности совершенствования промысла**

Анализ материалов об уловах, дислокации промысла, распределении рыболовного усилия с привлечением данных о темпе роста и прилове молоди в сетях с разной ячейкой показывает целесообразность введения системы регулирования промысла, основанной на мониторинге популяций и промысла, с использованием экономических стимулов (Кузнецова, Кузнецов, 1995). Основные этапы этого регулирования следующие: учёт численности сеголетков в августе-сентябре, последующая корректировка оценок численности поколений, выдача прогноза и определение исходных лимитов по видам, определение соотношений разных видов и возрастных групп в уловах в зависимости от применяемых орудий и мест лова, оценка на основе полученных соотношений величины прилова других видов при специализированном промысле, корректировка (уменьшение) лимитов на последующие годы в зависимости от величины осуществлённого изъятия, в том числе в виде прилова (главным образом, молоди). При интенсивном промысле на местах нагула уменьшение лимитов за счёт прилова неполовозрелых рыб будет весьма значительным, что невыгодно для рыбодобывающей организации. Чем рациональнее организовано изъятие, тем больше его величина может быть приближена к исходному лимиту, что создаёт экономические стимулы для рационализации промысла.

#### **ЧАСТЬ IV. РОСТ, СТРАТЕГИЯ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА И ДОПУСТИМОЕ ИЗЪЯТИЕ**

Анализ различных проявлений роста может, с одной стороны, быть использован для демонстрации различных эволюционных ситуаций (адаптивная радиация, специализация, конвергенция и т.п.), с другой стороны – способствовать познанию самих закономерностей роста (Мина, Клевезаль, 1976). Рассмотрение роста в связи с общей стратегией жизненного цикла позволяет лучше понять как значение тех или иных особенностей роста для организма и популяции, так и жизненные стратегии исследованных популяций.

## ГЛАВА 18. Рост и стратегия жизненного цикла

**Периодичность роста арктических солоноватоводных сига.** Не вызывает сомнения биологическая целесообразность продолжительного периода роста рыбы в течение года. При увеличении величины годовых приростов молодь раньше выходит из под сильного пресса хищников, рыба раньше созревает и начинает размножаться, и т.д. Всё это способствует снижению смертности, значительно увеличивает репродуктивный потенциал популяции. Достижение определённых размеров тела особенно важно для видов, мигрирующих на нерест вверх по реке при практическом отсутствии питания, к каковым относятся сиговые. Однако, несмотря на наличие пищи в водоёме, по крайней мере, в раннезимний период, наличие её в желудках рыб, существенного роста у солоноватоводных сига в период гидрологической зимы не наблюдается, как и у арктических пресноводных сига. Периодичность роста всех сига практически идентична и определяется, прежде всего, температурным фактором. Это скорее не медленно растущие рыбы, а растущие ограниченное время в году.

**Соотношение полов в нерестовом стаде.** Рост и размер рыбы часто находятся в зависимости от принадлежности её к тому или иному полу. Темп роста и соотношение полов в значительной мере влияют на репродуктивный успех нерестового стада. Большое влияние соотношения полов на репродуктивный потенциал популяции отмечал ещё С.А.Северцов (1941).

У минтая, чёрного палтуса и других, камбаловых при долговременном отсутствии урожайных поколений в популяции повышается доля самок в силу численного их преобладания в старших возрастных группах. При вступлении в нерестовое стадо более или менее урожайного поколения численное преобладание в нерестовом стаде получают раньше созревшие самцы. У этих рыб широкое распространение получает спаривание особей, сильно различающихся возрастом. Генетическим следствием такого "возрастного кросса" (Шварц, 1969) является увеличение генетической разнородности популяций.

Соотношения полов в нерестовом стаде солоноватоводных сига, размножающихся в р.Лене, подвержено значительной межгодовой изменчивости. Оно может быть близким к равному, или же доля самцов может возрастать, так что на одну самку приходится до трёх самцов. Самцов и самок обычно рождается

примерно поровну. У молодых рыб на местах нагула наблюдается близкое к равному соотношение полов. В проведенном исследовании было показано несколько факторов, которые могут определять большее или меньшее преобладание самцов в нерестовом стаде (меньшая смертность самцов в виду их более раннего созревания, появление урожайного поколения, в котором раньше созревшие самцы формируют существенную часть нерестового стада, возможность более частого участия самцов в нересте, связанная с их меньшими энергетическими затратами, ускоренное созревание самцов при повышении температуры окружающей среды).

Несомненно, резкое преобладание самцов в нерестовом стаде снижает его репродуктивный потенциал относительно общей численности и биомассы, что необходимо принимать во внимание при определении доли изъятия. В условиях интенсивного промысла при значительных размерно-возрастных различиях самцов и самок (когда самки крупнее) дефицит самок в нерестовом стаде может приобретать хронический характер, что затрудняет восстановление запаса.

**Рост и воспроизводство.** В нерестовом стаде сигов наблюдается значительно меньшая изменчивость размерного состава сравнительно с возрастным. Половое созревание достигается при определённых размерах тела, после чего рост сильно замедляется. Таким образом, в результате компенсационного роста первого типа (по классификации М.В.Миной и Г.А.Клевезаль, 1976) обеспечивается "эквививальность" роста быстро и медленно растущих рыб (Bertalanfy, 1957). Участие в энергоёмкой нерестовой миграции против течения биологически нецелесообразно до достижения рыбой определённого размерного "стандарта", а значительные энергетические затраты, связанные с миграцией и нерестом, тормозят дальнейший рост тела.

Для крупных сигов характерен значительный по протяженности восходящий участок кривых линейного (рис.71) и весового (рис.72) роста, у ряпушки же увеличение массы характеризуется слабо изогнутой кривой со сравнительно небольшим наклоном по отношению к оси абсцисс. В среднем ряпушка начинает нерестовать на 3 года раньше омуля, смещение же воспроизводства на более ранний период жизни самки обеспечивает значительное повышение репродуктивного успеха. Миграционный путь ряпушки относительно короткий, поскольку нерестится она в нижнем участке р.Лены и протоках дельты. Благодаря меньшим потерям массы



тела за время нереста, более продолжительному периоду нагула в год нереста, отнерестовавшая ряпушка может значительно быстрее, чем омуль, подготовиться к следующему нересту. Таким образом, общая жизненная стратегия ряпушки направлена на ускоренное воспроизводство при минимизации затрат на рост особи. Стратегия жизненного цикла крупных *Coregonidae* с связана с освоением нерестилищ, расположенных выше по течению и южнее.

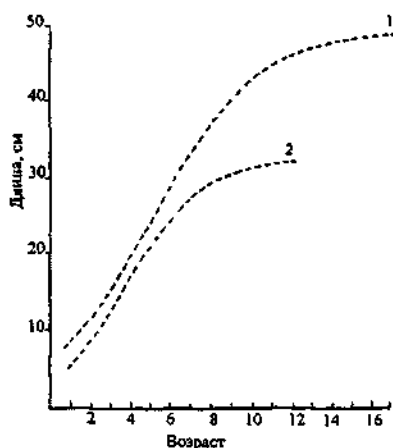


Рис. 28. Линейный рост самок омуля (1) и самок ряпушки (2) по наблюдаемым данным

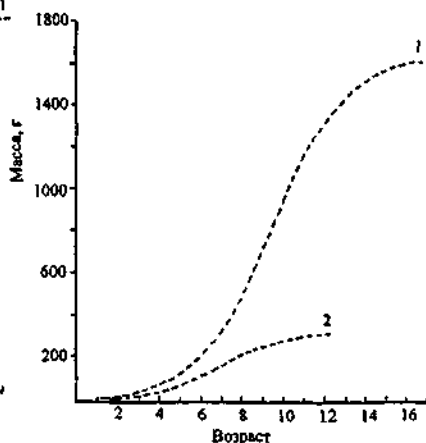


Рис. 29. Весовой рост самок омуля (1) и самок ряпушки (2) по наблюдаемым данным

У беринговоморского и восточнокамчатского минтая, у которых линейный рост замедляется в связи с половым созреванием, по-видимому, также могут быть обнаружены проявления феномена сближения рыб по длине, поскольку его наличие — универсальное свойство видов, у которых темп роста замедляется по мере увеличения длины. Однако замедление роста у них не столь резко, а после достижения половозрелости указанные рыбы живут и растут долго, многократно участвуя в нересте. Эти рыбы, нерест которых не сопряжён с резким изменением окружающей среды, после первого нереста могут давать очень значительные линейные и весовые приросты, что сопровождается повышением индивидуальной плодовитости и способствует их репродуктивному успеху. В результате размерный ряд половозрелых особей оказывается сильно растянутым. Их энергетические затраты на перемещение в море не столь велики, как у проходных рыб, движущихся против речного течения, и эти затраты компенсируются за счёт питания.

У восточноохотоморского минтая, чёрного палтуса и рассмотренных камбал существенного замедления линейного роста после достижения полового созревания не происходит. Зависимость между длиной и возрастом на протяжении большей части жизни взрослой особи близка к прямолинейной. У этих рыб весовой рост с возрастом имеет тенденцию увеличиваться, причём у самок это увеличение более выражено, что способствует значительному повышению количества выметываемой икры. У камбалы *Parophrys vetulus*, плодовитость десятилетних рыб превосходит таковую трёхлетних в 13 раз (Ketchen, 1947).

Среди проходных рыб также встречаются виды, характеризующиеся длительным ростом после первого созревания (осетровые, европейские лососи). Их продолжительному росту благоприятствуют переход на питание более крупными организмами, при потреблении которых энергетические затраты малы относительно энергии, заключённой в рационе (Медников, 1962), обитание в относительно тёплых водах, несезонный нерест.

Ряпушка при такой же, как у омуля абсолютной длительности генеративного периода и большей относительной (табл.8), имеет возможность более частого участия в нересте, что способствует повышению репродуктивного потенциала.

Таблица 8. Длительность генеративного периода омуля и ряпушки, определенная по встречаемости основных возрастных групп в нерестовом стаде

Вид рыбы	Год наблюдения	Пол	Основные возрастные группы	Встречаемость групп, %	Генеративный период
Омуль	1961	Самцы	9+—13+	91	5
		Самки	11+—14+	90	4
	1965	Самцы	10+—12+	90	3
		Самки	11+—13+	86	3
Ряпушка	1961	Самцы	6+—9+	97	4
		Самки	8+—10+	89	3
	1965	Самцы	7+—10+	98	4
		Самки	8+—10+	91	3

Генеративный период таких рыб, как минтай и чёрный палтус, значительно более продолжителен, чем у рассмотренных сигов, как в абсолютном, так и относительном выражении. У минтая относительно раннее созревание сочетается с длительным генеративным периодом, что определяет высокий репродуктивный потенциал.

Относительная длительность генеративного периода рассматривается как один из основных параметров, характеризующих совершенство генотипа с точки зрения его способностей к воспроизводству (Мина, 1971; Мина и Клевезаль, 1976; Малкин,

1999). По существу, на репродуктивный потенциал влияет связанная с длительностью генеративного периода повторность размножения, ведущая к увеличению эффективной плодовитости (Кузнецов, Кузнецова, 2002). При заданных показателях возраста созревания и числа нерестов при прочих равных условиях максимальный репродуктивный потенциал будет иметь популяция, имеющая минимальный генеративный период, весь объём воспроизводства которой будет максимально приближен к возрасту созревания. В ихтиологических работах ввиду методических проблем фактически определяется длительность “группового” генеративного периода, что связано с определённой погрешностью. Задержка части рыб в созревании фактически сопровождается снижением репродуктивного потенциала, однако длительность “группового” генеративного периода при этом возрастает, что может быть истолковано как явление, благоприятствующее репродуктивному успеху.

Рост и стратегия жизненного цикла в условиях промыслового воздействия. Рыболовство приводит к изменению возрастного состава стада, его омоложению. Происходит некоторый сдвиг популяции в направлении г-стратегии. Меньше ресурсов тратится на поддержание рыбного стада, больше – на рост (Баранов, 1918; и др.). Устойчивость воспроизводства при этом снижается (Лапин, 1971).

В отношении баренцевоморского стада морской камбалы, а также её популяций, населяющих Северное море, отмечались значительные изменения в скорости созревания и темпа роста под воздействием промысла, т.е. смещение популяций в направлении г-стратегии. Однако в дальневосточных морях разреживание популяции целевого промыслового вида не приводит к ускорению роста и изменения других, связанных с ним признаков, что определяется наличием многочисленных конкурентов (Фадеев, 1971). В результате репродуктивный потенциал стада и его продуктивность не возрастают. Очевидно, данная ситуация может быть существенно улучшена только посредством комплексного освоения ресурсов донных сообществ.

Под воздействием рыболовства возможно изменение генофонда популяции. Если преимущественному вылову подвергаются крупные особи, работает отбор на уменьшение размеров половозрелых рыб, а также и темпа роста (Лапин, 1971). При

интенсивном и малоселективном промысле селективное преимущество имеют быстро растущие и рано созревающие особи (Борисов, 1973). Промысел и на генетическом уровне способствует смещению популяции в направлении r-стратегии.

Исследование морской камбалы Баренцева моря за период с 1907 по 1999 гг. (Мишинский, 1938; Ковцова 1976; Kuznetsova et al., 2002) показало длительное увеличение темпа роста и смещение созревания на более ранний возраст. Фактор разреживания популяции здесь, несомненно, сказался, однако обращает на себя внимание большая длительность наблюдаемого процесса, достаточная для накопления генетических изменений.

Поскольку сдвиг в направлении r-стратегии приводит к уменьшению расходов на поддержание стада и увеличению доли ресурса, направленного на рост и воспроизводство, подобные фенотипические и генотипические изменения в какой-то мере благоприятны для промысла, однако при этом популяция в меньшей степени способна реализовать возможности, сопряженные с наличием в ней крупных старшевозрастных особей (более полное освоение ареала, расширение спектра пищевых объектов и др.). Убыль крупных рыб снижает коммерческую ценность улова.

Рост и стратегия жизненного цикла при изменениях природных факторов. Межгодовые изменения размерно-возрастного состава и темпа роста сиговых рыб в связи с изменениями факторов среды свидетельствуют о том, что при потеплении климата может происходить смещение популяций в направлении r-стратегии. Однако в связи с недавними климатическими изменениями заметный сдвиг в этом направлении был отмечен только у омуля. Подобная несинхронность изменений, по-видимому, связана с комплексным воздействием разных факторов на темп роста и другие показатели природных популяций, со специфичностью приспособления разных видов к условиям среды.

Когда при неблагоприятных природных факторах воспроизводство в течение длительного периода затруднено, селективное преимущество получают медленно растущие, поздно созревающие и долго живущие рыбы. Они имеют больше шансов дожить до улучшения условий для воспроизводства и оставить потомство. Подобная ситуация в процессе воспроизводства миктала наблюдалась в начале 90-х гг. 20 в. в тихоокеанских водах у юго-восточной Камчатки и Северных Курильских островов

(Кузнецов, Кузнецова, 2000). В 1995 г. производители преимущественно в возрасте 8-12 лет обеспечили появление довольно многочисленного поколения после долгого периода сниженного воспроизводства. Малочисленность долгоживущих особей в составе стада будет затруднять выход его из депрессии. В таких условиях усиливается действие К-отбора.

**Жизненная стратегия видов-доминантов.** Немногие организмы смогли приспособиться к изменчивым и суровым условиям эстуарного арктического биотопа. Среди рыб экологическими доминантами солоноватоводной зоны являются сиговые, совмещающие использование относительно богатых ресурсов данной зоны с нерестом в реке. Наиболее многочисленными в естественном состоянии были популяции многотычинкового муксуна, ряпушки, омуля и нельмы. Все они различаются характером питания, а также распределения, как на местах нагула, так и в районах нереста. У ряпушки наиболее сильно выражены черты r- стратегии, затем, в последовательности увеличения свойств К-стратегов, следуют омуль, муксун и нельма. Соотношения между разновидовыми популяциями в естественном состоянии относительно стабильны. Значительные подвижки в соотношении связаны с промысловым воздействием. Преимущественному изъятию подверглись ценные в пищевом отношении популяции, которым в наибольшей степени присущи свойства К-стратегов.

Доминирование камбаловых рыб в донных биоценозах в значительной мере обусловлено их своеобразной морфоэкологической специализацией. Уплощенное широкое тело, приспособленное к жизни на дне, способствует также снижению пресса хищников на популяции этих рыб. Некоторые камбаловые, например, сахалинская лиманда *Limanda sakhalinensis*, палтусы, осваивают и пелагиаль. В 1998-1999 гг. в условиях снижения численности минтая наблюдалась кратковременная вспышка численности сахалинской лиманды в пелагиали в районе Западной Камчатки (Кузнецов, Кузнецова, 2002). Эта камбала, имеющая небольшое промысловое значение, образовывала плотные концентрации в районах нереста минтая, что затрудняло работу судов на минтае, не имевших больших квот на вылов камбалы. В скоплениях преобладали особи поколения 1991 г.

Для камбаловых характерны сравнительно позднее созревание, значительная продолжительность жизни, относительно небольшие естественные колебания

численности, высокая подверженность вылову (Моисеев, 1953; Фадеев, 1971). Эти признаки свойственны К-стратегам.

Также для камбаловых характерны значительные различия в возрасте полового созревания и длительности жизненного цикла самцов и самок. Самцы созревают раньше и раньше самок выбывают из состава популяции. Крупные старшевозрастные рыбы бывают представлены только самками. Подобная структура популяции обеспечивает большую её плодовитость (Замахаяев, 1959). Поскольку состав пищи зависит от размеров рыб, самки в целом имеют существенно более широкую пищевую нишу, чем самцы. По характеристикам жизненного цикла самцы уклоняются в направлении r-стратегии, самки – К-стратегии.

У многих камбаловых отмечена большая зависимость темпа роста от плотности популяции. Это свидетельствует о существовании значительной внутривидовой конкуренции за пищу. Частичный выход самок камбалы из конкурентных отношений с самцами способствует росту их биомассы и повышению репродуктивного потенциала стада. Существенное снижение доли крупных рыб в популяции под воздействием промысла значительно снижает её репродуктивный потенциал и затрудняет выход из депрессии.

Жизненная стратегия минтая является исключительно успешной, судя по тому, что данный вид демонстрирует все признаки биологического прогресса, как его определяет С.А.Северцов (1925, 1939). Он характеризуется исключительно высокой численностью и обширным ареалом. Такие особенности минтая, как эврибионтность и эврифагия, по-видимому, являются важными признаками вида-доминанта, но они не являются достаточными атрибутами для доминирования.

При попытке определить место минтая в двухмерном пространстве жизненных стратегий возникают трудности. Популяции этого вида объединяют в себе крайние черты К- и r-стратегов. С одной стороны, минтай принадлежит к числу относительно крупных и долгоживущих видов. Он достигает длины более 80 см и возраста более 20 лет. Численность его популяций относительно устойчива, что характерно для К-стратегов. С другой стороны, он характеризуется относительно ранним созреванием, начинающимся с возраста в 3 года, отдельные особи созревают в возрасте 2 года (Серобаба, 1979). Помимо раннего созревания повышению репродуктивного потенциала популяции способствует порционный характер нереста

минтая, благодаря которому за один нерестовый сезон он вымётывает столько икры, сколько на пятой стадии зрелости не может поместиться в полости его тела. Как было отмечено выше (глава 5), в динамике численности минтая в долговременном аспекте проявляются черты короткоцикловых и длинноцикловых рыб.

Приблизиться к пониманию жизненной стратегии вида-доминанта на примере минтая позволяет трёхмерная классификация Раменского-Грайма с уточнениями Романовского (1989). Третья стратегия, не имеющая аналогов в двухмерной системе, носит название стратегии «виолентности». Главная черта этой стратегии – способность подавлять другие виды за счёт высокой энергии роста и полноты использования ресурсов, т.е. высокая конкурентоспособность.

Многие особенностей минтая, его жизненного цикла, в частности, обитание в продуктивных экосистемах, относительно крупные размеры тела, относительно раннее созревание в сочетании с большой продолжительностью жизни, способность к быстрому наращиванию численности, достижение высоких показателей плотности популяции, двойственный характер динамики численности, ранний в онтогенезе переход к хищничеству, распространённость каннибализма, способность сдерживать рост численности потенциальных конкурентов показывают, что он обладает комплексом признаков «виолента».

Ранее, при исследовании сообщества прибрежно-пелагических рыб района Куроисио, сардина иваси, являющаяся безусловным экологическим доминантом на протяжении более или менее длительных периодов времени, была отнесена к числу К-стратегов; r- стратегией в этом сообществе характеризовались анчоус и сайра (Кузнецов, Кузнецова, 1988; Кузнецов, 1989 и др.). Использование классификации Раменского-Грайма в интерпретации Романовского позволяет пересмотреть место сардины иваси в экологической классификации. Она также, как и минтай, больше соответствует категории «виолента» чем какой-либо другой категории первичных стратегий.

Таким образом, два наиболее мощных экологических доминанта северной части Тихого океана являются чётко выраженными «виолентами». У экологических доминантов солоноватоводной зоны моря Лаптевых не наблюдается сильно выраженных признаков «виолентности», в особенности в современных условиях, когда суммарная численность сиговых рыб сильно снижена. Отмеченное Н.С.

Фадеевым (1971) негативное влияние, оказываемое камбалами и другими донными рыбами на темп роста целевого промыслового вида камбал в условиях разреживания его популяции, является свидетельством наличия признаков «виолентности» у этих конкурирующих донных видов.

#### ГЛАВА 20. Жизненные циклы и допустимое изъятие

На моделях, а также в процессе исследований природных популяций установлено адаптивное значение ряда характеристик жизненного цикла (возраст полового созревания, повторность актов воспроизводства, эффективная плодовитость, продолжительность жизни, длительность генеративного периода, размерно-возрастной состав стада, соотношение полов и др.). Мерилом адаптивного значения признака является его влияние на репродуктивный успех. Адаптивная ценность биологических признаков и их многочисленных сочетаний может варьировать в широких пределах. В значительной мере она зависит от свойств того биоценоза, в котором существует популяция, состояния среды. В условиях непрерывных изменений адаптивной ценности признаков стратегическим ответом популяции является поддержание значительного биологического разнообразия. Поскольку эта изменчивость сказывается на репродуктивном потенциале популяций, она влияет и на величину допустимого изъятия. Это влияние реализуется через систему сложных взаимоотношений популяции со средой.

У быстро созревающих и ежегодно нерестующих рыб нерестовое стадо составляет значительно большую долю от общего запаса, чем у созревающих медленно и нерестующих неежегодно, что, соответственно, определяет высокий репродуктивный потенциал относительно общей величины запаса, но в полной мере высокие потенции роста их численности реализуется в чреде поколений при расширенном воспроизводстве, которое наблюдается далеко не всегда. У всех популяций бывают периоды роста численности, её уменьшения или относительно стабильного состояния. При неблагоприятных абиотических факторах и малом временном интервале внутренние потенции роста численности, как бы ни были они велики, не могут реализоваться. В условиях резкого и длительного ухудшения условий для воспроизводства адаптивная ценность раннего созревания в сочетании с высоким темпом роста и относительно малой продолжительностью жизни может оказаться сниженной по сравнению с таковой противоположного сочетания



Изъятие, допустимое в фазе роста или высокого уровня численности популяции, оказывается чрезмерным при депрессивном состоянии. Поддержание постоянного уровня изъятия может перевести временное состояние депрессии в хроническое. Представление о том, что единая схема управления непригодна для всего диапазона состояний запаса, отражено в принципах предосторожного подхода к оценке допустимого улова (Бабаян, 2000).

Любая модель жизненного цикла, как бы ни была она интересна в теоретическом плане, не может непосредственно использоваться для целей регулирования, поскольку она не учитывает конкретного состояния запаса в его биоценотическом окружении, потенциалов роста численности в зависимости от состояния абиотических факторов, достигнутого уровня численности, ёмкости среды. Поэтому распространившееся в последние годы в прогностической практике определение допустимого изъятия на основе возраста полового созревания методологически некорректно (Кузнецов, Кузнецова, 2002).

Разработаны и широко используются иные подходы к определению допустимого изъятия (Баранов, 1918, 1925; Никольский 1965; Shaefer, 1954; Beverton, Holt, 1957; Рикер, 1979; Серебряков, 1984; FAO, 1995; и др.). Они основываются на показателях, в которых многочисленные взаимоотношения популяции и среды представлены в интегрированном виде. Основной задачей регулирования является удержание репродуктивного потенциала популяции (определяемого в терминах биомассы или популяционной плодовитости) на таком уровне, который обеспечивал бы необходимый уровень воспроизводства. Следствием межгодовой и долговременной изменчивости темпа роста, размерно-возрастного состава и других показателей является отсутствие функциональной связи между биомассой нерестового стада и его репродуктивным потенциалом. Погрешность суждения о репродуктивном потенциале популяции на основе оценок биомассы тем выше, чем больше конкретное нерестовое стадо по своим биологическим показателям отличается от среднего состояния. При значительном отклонении характеристик стада от среднего состояния в оценки биомассы, оставляемой для обеспечения воспроизводства, необходимо вносить соответствующие поправки.

В современных условиях российский вылов контролируется недостаточно надёжно, соответственно, необходимые для расчетов общего допустимого улова

(ОДУ) промысловые данные также ненадежны. Прогнозирование осуществляется в условиях значительной неопределённости с большой погрешностью. Различные методические подходы дают сильно различающиеся результаты. Так, на 2000 г. было предложено пять оценок допустимого улова восточноохотоморского минтая, варьирующих в пределах от 200 до 680 тыс.т, принята оценка в 340 тыс.т. Не следует благополучие промысловых стад полностью ставить в зависимость от правильности определения ОДУ. Целесообразно дополнительно использовать другие подходы, в частности, выделение воспроизводственных участков и иных заказников, более действенно регулировать изъятие посредством установления научно обоснованных сроков добычи и введения других ограничений (Кузнецов, 2000). По истечении установленных сроков промысел должен прекращаться вне зависимости от реализации ОДУ. При таком подходе будет восстановлена регулирующая роль обратной связи между запасом и промыслом, утраченная в результате развития его технических возможностей и уменьшения числа ранее существовавших ограничений.

Колебания ёмкости среды определяют изменчивость верхнего предела наращивания биомассы популяции. Без представления о ёмкости среды в отношении той или иной популяции нельзя определить перспектив увеличения её численности, наметить общую стратегию регулирования. О соотношении между биомассой популяции и ёмкостью среды можно судить по таким показателям, как темп роста, упитанность, жирность, обеспеченность пищей, естественная смертность на разных стадиях жизненного цикла. Подойти к оценке ёмкости среды в отношении тех или иных промысловых популяций можно посредством исследования абиотической среды, биологической продуктивности водоёма, состояния биоценоза.

## ВЫВОДЫ

1. Минтай характеризуется выраженными географическими особенностями показателей роста в течение жизненного цикла. Различия в темпе роста особей до 5-6 лет соответствуют температурным условиям среды обитания. Наиболее высокий темп роста наблюдается у восточнокамчатского минтая, обитающего в условиях незамерзающего моря, самый низкий - у восточноохотоморского, обитающего в условиях, близких к арктическим. С возрастом соотношение в темпе роста минтая разных районов существенно меняется. Наиболее высокие показатели роста старших

рыб наблюдаются у восточноохотоморского минтая, наименьшие – у восточнокамчатского и олюторского. Высокий темп роста старшевозрастных особей характерен для популяций, обитающих в условиях обилия относительно крупных кормовых объектов (мелкая рыба, кальмары и др.).

2. Поскольку условия обитания в значительной мере определяют характер роста в течение жизненного цикла, анализ роста позволяет выявить особенности распределения тех или иных популяционных группировок. Выяснено, что локальным нагульным скоплениям омуля, ряпушки и солонатоводных форм муксуна свойственна многолетняя приуроченность к устьевым участкам разных протоков дельты р. Лены. Темп роста рыб в этих скоплениях находится в прямой зависимости от объемов речного стока, попадающего в море через соответствующие протоки. Рост особей популяции ряпушки, воспроизводящейся в р.Омолуй, подчиняется этой же закономерности: малому объёму речного стока соответствует относительно низкий темп роста.

3. У восточноохотоморского минтая и камбаловых в связи с половым созреванием линейный рост в большей или меньшей степени замедляется, но темп весового роста не снижается. С увеличением размеров у них наблюдается вовлечение в состав пищи более крупных организмов. Эти рыбы после первого нереста могут давать очень значительные линейные и весовые приросты, что сопровождается повышением индивидуальной плодовитости и способствует репродуктивному успеху. Для солонатоводных сигов весьма характерен феномен “сближения по длине” в процессе роста (“эквивинальность роста”). Кривые их весового роста имеют S-образный характер; распространенное мнение о том, что наибольший темп весового роста солонатоводных сигов наблюдается после достижения половозрелости, должно быть пересмотрено.

4. На репродуктивный потенциал стада оказывает большое влияние соотношение полов и его необходимо учитывать при определении допустимого улова. У минтая и камбаловых среди молодых половозрелых рыб преобладают самцы, среди старшевозрастных – самки. Поскольку у норвежско-баренцевоморского чёрного палтуса средний возраст в траловых уловах с 60-х гг. по конец 90-х 20 в. уменьшился почти на 2 года (с 9,1-9,4 до 7,4 лет), репродуктивный потенциал стада существенно снизился. У этой рыбы доля самок, темп их весового

роста и зависящая от массы плодовитость возрастают после достижения 10 лет. В нерестовых стадах часто преобладают самцы, что обусловлено более ранним достижением ими половой зрелости и, соответственно, меньшей смертностью до участия в нересте, более быстрым повторным созреванием. В отношении солоноватоводных сигов получено свидетельство значительного влияния температурных условий года на соотношение полов.

5. За 30-летний период интенсивного промысла восточноохотоморского стада минтая проявилась существенная положительная связь ( $r=0,7$ ) между средним возрастом рыб и величиной уловов в периоды их подъемов. Максимальные уловы достигаются при относительно высоких значениях среднего возраста. Результаты анализа возрастного состава, закономерностей весового роста, многолетней динамики уловов минтая и спроса на сырьё разного качества свидетельствуют о необходимости бережного отношения к поколениям, начинающим входить в нерестовое стадо, и перенесения основного изъятия на более старшие возрастные группы.

6. За 90-летний период промысла баренцевоморской морской камбалы основные долговременные изменения размерно-возрастного состава и темпа роста свелись к следующему: от начала промысла к 30-м гг. существенно уменьшились размеры тела, возраст рыб в промысловом стаде и возраст полового созревания, увеличился темп роста; от 30-х гг. к 70-м несколько увеличился темп роста самок от 6 лет, произошло дальнейшее ускорение полового созревания самцов и самок; от 70-х гг. к настоящему времени произошло ускорение темпа роста и полового созревания, доминирование самок стало проявляться в более раннем возрасте. Увеличение темпа роста в период развития промысла удовлетворительно объясняется разреживанием популяции и уменьшением конкуренции за пищу. Изменения последних лет, возможно, связаны с климатическими изменениями и селективным воздействием промысла на генетическую структуру стада. При отсутствии реакции популяций на промысловое воздействие (тихоокеанские камбалы) целесообразно комплексное использование сообщества, включая малоценные виды.

7. За 60-летний период промысла солоноватоводных сигов отмечено значительное уменьшение средних и модальных размеров в нерестовом стаде омуля,

уменьшение средних и предельных размеров муксуна. Уменьшение размеров муксуна удовлетворительно объясняется интенсификацией промысла. Изменения в популяции омуля, возможно, обусловлены климатическими изменениями.

8. Популяциям арктических солоноватоводных сигаев свойственна повышенная уязвимость по отношению к антропогенным воздействиям, связанная с низкими темпами роста биомассы. Рост происходит только в период открытой воды, что определяется влиянием температурных условий на жизнедеятельность рыб. Это не медленно растущие рыбы, как принято считать, а растущие очень ограниченное время. В связи с большой длительностью жизненного цикла, преобладанием в нерестовых стадах впервые нерестующих особей, половозрелая часть популяции составляет относительно малую долю от общей численности и биомассы. При сетном промысле на местах нагула вылавливается большое количество неполовозрелых особей, находящихся в процессе интенсивного весового роста. Такой промысел ежегодно снижает численность нерестовых стад нескольких последующих лет и практически исключает возможность восстановления популяций, находящихся в депрессии (муксун, нельма), а популяцию омуля может привести в это же состояние.

9. Анализ роста в совокупности с другими биологическими показателями показал, что возможность повторного нереста у ряпушки выше, чем омуля с его более длительным жизненным циклом. Увеличение генеративного периода популяции способствует росту репродуктивного потенциала, если оно сопровождается увеличением эффективной плодовитости, в противном случае репродуктивный потенциал снижается. "Групповой" подход к оценке длительности генеративного периода может приводить к заключениям, диаметрально противоположным реальным. Задержка части рыб в созревании сопровождается снижением репродуктивного потенциала, однако "групповой" генеративный период при этом увеличивается, что может быть истолковано как явление, благоприятствующее репродуктивному успеху.

10. Важнейшими общими свойствами экологических доминантов солоноватоводной системы являются эвригалинность и достаточные для реализации миграционной активности размеры тела. Необходимость приобретения таких размеров при малых ежегодных приростах определяет большую продолжительность

жизненного цикла. У ряпушки и крупных представителей рода *Coregonus* наблюдается принципиально разная стратегия распределения энергозатрат на рост и воспроизводство. У неё наиболее сильно выражены черты г-стратегии, затем, в последовательности усиления свойства К-стратегов, следуют омуль, муксун и нельма. У ряпушки практически выпадает длительный этап наиболее интенсивного прироста абсолютной массы индивида, характерный для крупных сигов. Она начинает нерестоваться в более раннем возрасте, чем крупные представители рода, а вероятность повторного нереста в связи с малыми энергозатратами на нерестовую миграцию выше, чем у омуля. Стратегия жизненного цикла ряпушки направлена на ускоренное воспроизводство при минимизации затрат на рост особи и нерестовую миграцию. Стратегия жизненного цикла крупных *Coregonidae* связана с освоением нерестилищ, расположенных выше по течению р. Лены и южнее.

11. Экологическое доминирование камбаловых в донных биоценозах в значительной мере обусловлено их исключительной морфоэкологической специализацией, связанной с адаптацией к условиям жизни на дне. Свойственные камбаловым относительно позднее созревание, значительная продолжительность жизни, относительно небольшие естественные колебания численности, значительная подверженность вылову характерны для К-стратегов. По характеристикам жизненного цикла самцы уклоняются в направлении г-стратегии, самки – К-стратегии. В связи с тем, что самки в силу их размеров имеют более широкую пищевую нишу, чем самцы, наблюдается частичный их выход из конкурентных отношений с последними, что способствует росту биомассы самок и повышению репродуктивного потенциала стада.

12. Минтай объединяет в себе крайние черты г- и К-стратегов. Приблизиться к пониманию его жизненной стратегии позволяет трёхмерная классификация Раменского-Грайма с уточнениями Романовского (1989). Многие особенности минтая, его жизненного цикла, в частности, обитание в продуктивных экосистемах, относительно крупные размеры тела, относительно раннее созревание в сочетании с большой продолжительностью жизни, способность к быстрому наращиванию численности и достижению высоких показателей плотности популяции, характер динамики численности, в котором проявляются черты, свойственные как короткоцикловым, так и длинноцикловым видам, ранний в онтогенезе переход к

хищничеству, распространенность каннибализма, способность сдерживать рост численности потенциальных конкурентов показывают, что его жизненная стратегия в наибольшей степени соответствует категории «виолентности».

13. Использование указанной классификации позволяет пересмотреть также место сардины иваси в системе стратегий. Ранее она была нами отнесена к числу К-стратегов. Однако сардина, как и минтай, больше соответствует категории «виолента». Таким образом, два наиболее мощных экологических доминанта северной части Тихого океана, минтай и сардина иваси по характеру жизненной стратегии являются достаточно хорошо выраженными «виолентами». В жизненной стратегии солоноватоводных сиговых признаки «виолентности» не выражены. Негативное влияние, оказываемое камбалами и другими донными рыбами на темп роста целевого промыслового вида камбалы в условиях разреживания его популяции, является свидетельством наличия признаков «виолентности» у этих конкурирующих донных видов.

14. Под влиянием рыболовства в популяциях рыб происходят негенетические и генетические сдвиги в направлении r-стратегии, имеющие как благоприятные, так и неблагоприятные следствия для промысла. Когда воспроизводство в течение длительного периода затруднено, создаются предпосылки для обратного сдвига популяции в направлении К-стратегии. К-стратеги в силу своих крупных размеров и достигаемой высокой плотности популяций часто имеют большую коммерческую ценность, однако свойственный им низкий репродуктивный потенциал делает их уязвимыми по отношению к интенсивному промыслу. Характерные r-стратеги с их высоким репродуктивным потенциалом могут переносить значительно более высокую промысловую нагрузку, однако в силу более мелких размеров тела они менее привлекательны для промысла. Такие признаки типичных «виолентов», как более длительный период роста и относительно большие размеры тела, чем у r-стратегов, значительно более высокий репродуктивный потенциал, чем у К-стратегов, способность к достижению высокого уровня численности делают их наиболее значимыми объектами рыболовства.

15. Модели, основанные на характеристиках жизненного цикла, как бы ни были они интересны в теоретическом плане, не могут непосредственно использоваться для целей определения изъятия, и не предназначены для этого,

поскольку они не учитывают конкретного состояния запаса в его биоценотическом окружении, потенциал роста численности в зависимости от состояния абиотических факторов и ёмкости среды. Для этой цели пригодны подходы и модели, использующие такие характеристики, в которых интегрированы различные проявления жизнедеятельности организмов в конкретных условиях среды.

**Список основных работ по теме диссертации:**

1. Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н. 1987. Способ сбора проб молоди рыб на мелководьях // Рыбное хозяйство, N 8, с.45-46.
2. Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н. 1988. Экологические взаимоотношения и перспективы промысла пелагических рыб зоны Куроиси // Рыбное хозяйство, № 4, с.51-54.
3. Кузнецова Е.Н. 1993. О сезонности роста ленского омуля *Coregonus autumnalis* (Pallas) // Биологические науки, №2, с.83-90.
4. Кузнецова Е.Н. 1993. О сезонности роста солоноватоводных сиговых (Coregonidae) на примере ряпушки *Coregonus sardinella* Val. р.Лены // Вопросы ихтиологии, т.33, вып.2, с.198-203.
5. Кузнецова Е.Н. 1994. Размерно-возрастной состав и рост солоноватоводной ряпушки *Coregonus sardinella* Val. в связи с условиями среды // Тез.докл. Всероссийской науч. конф. "Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса". Астрахань: КаспНИРХ, с.582-584.
6. Кузнецова Е.Н., Кузнецов В.В. 1994. О долговременных изменениях размерно-возрастного состава солоноватоводных сигов (*Coregonus*) в низовьях р.Лены // "Экосистемы морей России в условиях антропогенного пресса". Астрахань: КаспНИРХ, с.584-586.
7. Кузнецова Е.Н. 1995. Биологическая характеристика нерестового стада ряпушки *Coregonus sardinella* Val. реки Лена // Вопросы ихтиологии, т.35, № 1, с.60-70.
8. Кузнецова Е.Н., Кузнецов В.В. 1995. Влияние промысла и глобальных изменений климата на размерно-возрастной состав нерестовых стад солоноватоводных сиговых (*Coregonidae*) м.Лаптевых // Тез.докл.конф. «Современное состояние и перспективы исследований экосистем Баренцева, Карского морей и моря Лаптевых». Мурманск, с.48-49.



9. Кузнецова Е.Н., Кузнецов В.В. 1995. Система регулирования изъятия при многовидовом промысле // Рыбное хозяйство, №1, с.31-32.
10. Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н. 1995. Состояние запасов восточнокамчатского минтая и его ожидаемые изменения // Тез.докл.конф. по проблемам промыслового прогнозирования. Мурманск: ПИНРО, с.79.
11. Кузнецова Е.Н. 1996. Биологическая характеристика нерестового стада *Coregonus autumnalis* (Pallas) р.Лена // Вопросы ихтиологии, т.36, №2, с.206-214.
12. Кузнецова Е.Н., Кузнецов В.В. 1996. Долговременные изменения размерно-возрастного состава нерестовых стад проходных сиговых (род *Coregonus*) р.Лена // Вопросы ихтиологии, т.36, № 4, с.488-495.
13. Кузнецов В.В., Котенёв Б.Н., Кузнецова Е.Н. 1997. Биологическое состояние восточноохотоморского минтая в нерестовый период и гидрологические условия в районе нерестилиц // Тез.докл.1-го Конгресса ихтиологов России, (Астрахань). М. ВНИРО, с.79.
14. Котенев Б.Н., Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н. 1998. Запас восточноохотоморского минтая *Theragra chalcogramma* и его распределение в нерестовый период // Вопросы ихтиологии, т.38, №6, с.776-786.
15. Кузнецова Е.Н., Френкель С.Э., Кокорин Н.В. 1999 Сравнительный анализ методов определения возраста берингоморского минтая *Theragra chalcogramma* // Вопросы ихтиологии. Том 39, №2. С.224-232.
16. Кузнецова Е.Н. 2000. Возрастной состав и темп роста минтая *Theragra chalcogramma* восточнокамчатской популяции // Вопросы ихтиологии, т.40, вып.5, с.640-647.
17. Кузнецова Е.Н. 2000. О связи возрастного состава минтая с величиной уловов // Тез.докл.науч.-техн. симпозиума «Современные средства воспроизводства и использования водных биоресурсов». Санкт-Петербург. Инрыбпром, т.1, с.27-29.
18. Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н. 2000. О недавних изменениях в состоянии запасов восточнокамчатского минтая // Промыслово-биологические исследования рыб материкового склона Курильских островов и примыкающих районов Охотского и Берингова морей. М.: ВНИРО, с.173-181.

19. Кузнецова Е.Н., Хон Ю.А. 2000. Об изменениях уловов и возрастного состава восточнокамчатского минтая // Вопросы рыболовства, т.1, №2-3, часть II, с.29-30.
20. Нейман А.А., Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н. 2000. О сезонном ритме питания и роста сиговых рыб в низовьях сибирских рек // Матер. симп. «Биологические ресурсы побережья российской Арктики». Беломорск. М.: ВНИРО, с.88.
21. Кузнецова Е.Н., Бондаренко М.В., Морозов А.Д. 2001. Возрастной состав и темп роста черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* норвежско-баренцевоморского стада // Вопросы ихтиологии. Т.41, №2. С.192-198.
22. Кузнецова Е.Н., Кузнецов В.В. 2001. Размерно-возрастная структура нерестового стада восточноохотоморского минтая *Theragra chalcogramma* в 90-е годы // Вопросы ихтиологии, т.41, №3, с.342-346.
23. Кузнецова Е.Н., Бурканова Т.И., Кровнин А.С. 2001. Рост минтая в основных районах российского промысла // Тез.докл. VIII съезда гидробиологического общества РАН. Калининград: АтлантНИРО, т.1, с.49-50.
24. Кузнецова Е.Н., Кунин А.М. 2002. Новые данные о биологии северной двулинейной камбалы *Lepidopsetta polyxistra* в тихоокеанских водах Северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Вопросы ихтиологии, т.42, №3, с.336-340.
25. Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н. 2002. О методологических основах определения допустимого улова // Рыбное хозяйство, № 1, с.30-32.
26. Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н. 2002. О факторах, определяющих репродуктивный потенциал промысловых популяций // Материалы международ. конф. «Современные проблемы Каспия.» Астрахань: КаспНИРХ, с. 156-159.
27. Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н. 2002. Об изменениях в сообществе рыб Охотского моря на шельфе Западной Камчатки // Труды ВНИРО, т.СХLI, с.58-67.
28. Френкель С.Э., Кузнецова Е.Н. 2002. Питание минтая *Theragra chalcogramma* в тихоокеанских водах Северных Курил в осенне-зимний период // Труды ВНИРО, т.СХLI, с.208-214.

29. Кузнецова Е.Н. 2003. Сравнительный анализ роста минтая *Theragra chalcogramma* в разных районах северо-западной части Тихого океана // Вопросы ихтиологии, №1, с.78-85.

30. Kuznetsova E.N., Kuznetsov V.V. 1998. Interannual variability of the Laptev Sea anadromous Coregonid fishes growth rates and its relation to environmental factors // International Congress on the Biology of Fish, Towson University, Baltimore MD, July 26-30, p.13-22.

31. Kuznetsov V.V., Kuznetsova E.N. 1999. Role of Flatfishes in Changes of the Okhotsk Sea Fish Community Structure on the Western Shelf of Kamchatka // Fourth Intern. Symp. on Flatfish Ecology. Atlantic Beach, N.Carolina, USA, p.37.

32. Kuznetsova E.N., Kuznetsov V.V.. 2000. Age structure of fluctuating populations and regulation of their fishery removal // The Third World Fisheries Congress. Beijing, 31 october-3 november, p.405-406.

33. Kuznetsova E.N. 2001. Length of reproductive period and reproductive potential of population // The 10<sup>th</sup> European Congress of Ichthyology, Programme and Book of Abstracts. Prague, p.147.

34. Kusnetsova E.N. 2002. Geographic variability of the growth rate of Walleve Pollock from different regions of the Northwest Pacific // PICES 11 Annual Meeting, p.59 - 60.

35. Kuznetsova E.N., Bondarenko M.V., Poluektova O.G. 2002. Long-term variability of the growth rate of Barents Sea plaice, *Pleuronectes platessal* Fifth International Symposium on Flatfish Ecology. Isle of Man, Port Erin Marine Laboratory, Univers. of Liverpool, p. 42.