

**МЕЖГОДОВЫЕ КОЛЕБАНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ИКРЫ
И ЛИЧИНОК ТРЕСКИ В ГДАНЬСКОЙ ВПАДИНЕ
БАЛТИЙСКОГО МОРЯ В СОВРЕМЕННЫЙ ПЕРИОД
В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЯМИ УСЛОВИЙ СРЕДЫ
И ДИНАМИКИ ИНДЕКСА ВЫЖИВАНИЯ**

Е.М. Карасева

*ФГБНУ «АтлантНИРО», г. Калининград
karasiova@rambler.ru*

Карасева Е.М. Межгодовые колебания численности икры и личинок трески в Гданьской впадине Балтийского моря в современный период в связи с изменениями условий среды и динамики индекса выживания // Труды АтлантНИРО. 2017. Новая серия. Том 1, № 2. Калининград : АтлантНИРО. С. 146–153.

Изучены особенности межгодовой динамики численности икры и личинок трески в Гданьской впадине Балтийского моря в современный период после режимного сдвига конца 1980-х – начала 1990-х гг. и связи численности икры трески и индекса выживания потомства с факторами среды. Ихтиопланктонными исследованиями АтлантНИРО были охвачены 1992–2015 гг. Колебания численности икры и личинок трески в 1992–2015 гг. были синхронными ($r=0,877$, $p<0,01$). Преобладавший низкий уровень численности прерывался ее высокими значениями в 1994 г. и 2003 г. Средняя численность икры и личинок трески в 1992–2015 гг. была многократно ниже уровня, наблюдавшегося в 1970–1980-х гг. Динамика межгодовой изменчивости численности икры в Гданьской и Борнхольмской впадинах в 1992–2003 гг. была сходной. Фактором окружающей среды, в значительной степени определявшим межгодовые колебания численности икры трески, был репродуктивный объем вод, пригодных для размножения трески в ее нерестовый сезон. Этот параметр был позитивно связан с пополнением и индексом выживания потомства в 1966–1991 гг., предшествующие режимному сдвигу. Однако он утратил свое значение после 1992 г. Предполагается, что в отличие от 1960–1980-х гг., когда успех пополнения определялся в основном на относительно короткой критической фазе перехода от поздних стадий развития икры к личиночным стадиям, в настоящее время он определяется совокупностью выживания в течение всего периода раннего онтогенеза, включая также молодь трески.

Ключевые слова: Балтийское море, треска, икра и личинки, репродуктивный объем, индекс выживания

Karasiova E.M. Contemporary inter-annual fluctuations of cod eggs and larvae in the Gdansk Deep of the Baltic Sea due to changes in environmental conditions and dynamics of survival indices // Trudy AtlantNIRO. 2017. New series. Vol. 1, № 2. Kaliningrad: AtlantNIRO. P. 146–153.

Characteristics of the inter-annual dynamics of cod eggs and larvae abundance in the Gdansk Deep of the Baltic Sea in the present-day period after regime shift of late 1980s – early 1990s, and relationships of cod eggs abundance and offspring survival indices with the environmental factors are studied. During the period of 1992–2015 the ichthyoplankton investigations were carried out by AtlantNIRO. Fluctuations of cod eggs and larvae abundance were synchronous ($r = 0.877$, $p<0.01$) in 1992–2015. Prevailing low level of abundance was interrupted by its high numbers in 1994 and 2003. The mean cod eggs and larvae abundance for the period 1992–2015 was

much less than the level observed in 1970-1980s. Dynamics of inter-annual variability of cod eggs abundance in the Gdansk and the Bornholm Deep in 1992–2003 demonstrated similar features. Reproductive volume of water suitable for cod spawning during the reproductive season served as the environmental factor which significantly determined the inter-annual fluctuations of cod eggs abundance. That parameter was positively linked with both cod recruitment and offspring survival index in 1966–1991, i.e. the period preceding regime shift. However it became irrelevant after 1992. It is supposed that, compared with 1960-1980s, when the success of recruitment was mainly defined by a short critical phase of transition from the late ontogeny stages of eggs to larvae stages, currently it is defined by survival factor during all the period of the early ontogeny, including cod juveniles as well.

Key words: Baltic Sea, cod, eggs and larvae, reproductive volume, survival index

Введение

Глубоководная Гданьская впадина является одним из районов размножения восточно-балтийской трески *Gadus morhua callarias* в Балтийском море. Численность ранних онтогенетических стадий трески в ихтиопланктоне традиционно рассматривается как один из показателей репродуктивной способности и успешности размножения этой популяции [Грауман, 1980, 1984].

Цель данной работы – изучение особенностей многолетней динамики численности икры и личинок трески в этом районе в современный период после режимного сдвига конца 1980-х – начала 1990-х гг. и возможной связи этого параметра и индекса выживания потомства с факторами среды.

Материал и методика

Работа основана на результатах ихтиопланктонных исследований, проводившихся в лаборатории Балтийского моря АтлантНИРО с 1992 по 2015 гг. Длительный нерестовый сезон трески с марта по июль–август наиболее полно был охвачен в 1996–1999, 2001 и 2003–2007 гг. В 1992–1995 гг. съемки выполнялись с марта по конец мая – начало июня, в 2000 и 2002 гг. – в мае–июне, в 2008–2013 гг. – в марте, мае–июне и июле, в 2015 гг. – июне и июле.

Всего в Гданьском районе было собрано и обработано 1446 проб ихтиопланктона. В качестве орудия лова использовалась сеть ИКС-80 с площадью входного отверстия 0,5 м². Сбор ихтиопланктона производился в слое «дно – поверхность». Пробы фиксировались 4 %-ным формальдегидом. Обработка проб проводилась по стандартной методике [Расс, Казанова, 1966]. Для идентификации икры и личинок рыб использовался определитель [Казанова, 1954]. Оценки средней численности икры и личинок в 1992–2015 гг. (шт./м², экз./м²), а также их сопоставление с результатами по Борнхольмской впадине и за предшествующие периоды наблюдений проводились на основе базы данных АтлантНИРО и литературных источников [CORE, 1998; Karasiova, Voss, 2004].

Район исследований находился в ИЭЗ России, охватывая в пределах Гданьской впадины район между 54°33'–55°30' с.ш. и 19°00'–20°31' в.д. с глубинами от 80 до 110 м (рис. 1). Для характеристики условий среды на нерестилищах трески использовалась величина репродуктивного объема RV (км³) [Зезера, 2009; MacKenzie et al., 2000].

Индекс выживания потомства $lnIB$ был рассчитан как отношение численности пополнения R к величине нерестового запаса SSB . Данные по значениям этих параметров были получены из отчета рабочей группы ИКЕС [ICES, 2014].

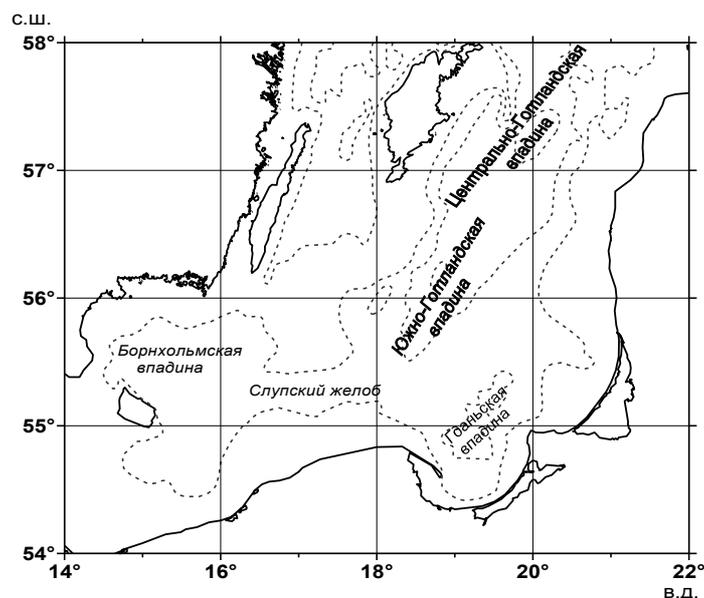


Рис. 1. Карта центральной части Балтийского моря
 Fig. 1. The map of the central part of the Baltic Sea

Результаты

Межгодовая изменчивость средней численности икры и личинок трески в 1992–2015 гг. представлена в виде аномалий среднего значения (рис. 2). Колебания численности за рассматриваемый период на этих фазах раннего онтогенеза в целом были синхронными, о чем свидетельствовал высокий коэффициент корреляции (0,877, $p < 0,01$). Преобладавший низкий уровень обилия дважды прерывался высокими значениями численности в 1994 и 2003 гг. Совпали во времени также небольшие пики, отмеченные в количественной динамике икры и личинок в 1997 г. и 2015 г. Однако встречаемость икры была заметно выше, чем личинок. Икра трески в 24-летнем ряду наблюдений встречалась в течение 20 лет. Ее максимальные концентрации достигали 98 и 108 шт./м² в 1994 и 2003 гг. соответственно. Личинки трески присутствовали только в течение 8 лет. Их максимальное количество не превышало 2 экз./м². Средняя численность икры и личинок трески за указанный период составила соответственно 2,4 шт./м² и 0,2 экз./м².

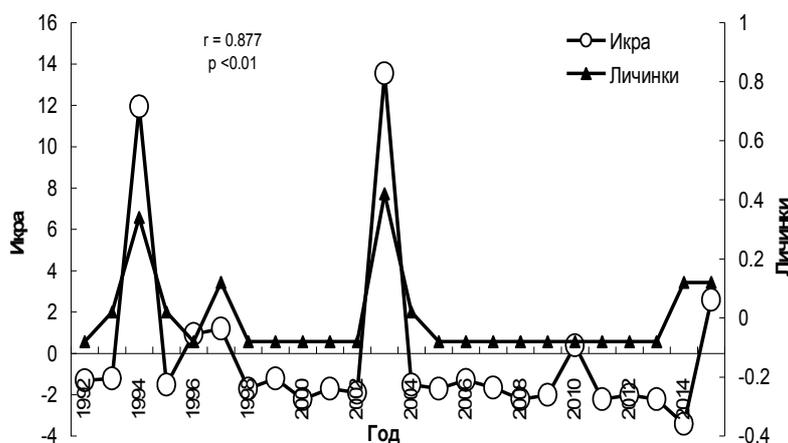


Рис. 2. Аномалии численности (шт. /м², экз. /м²) икры и личинок трески в Гданьской впадине за 1992–2015 гг.
 Fig.2. Anomalies of cod eggs and larvae abundance (qty/m², sp. /m²) in the Gdansk Deep for 1992–2015

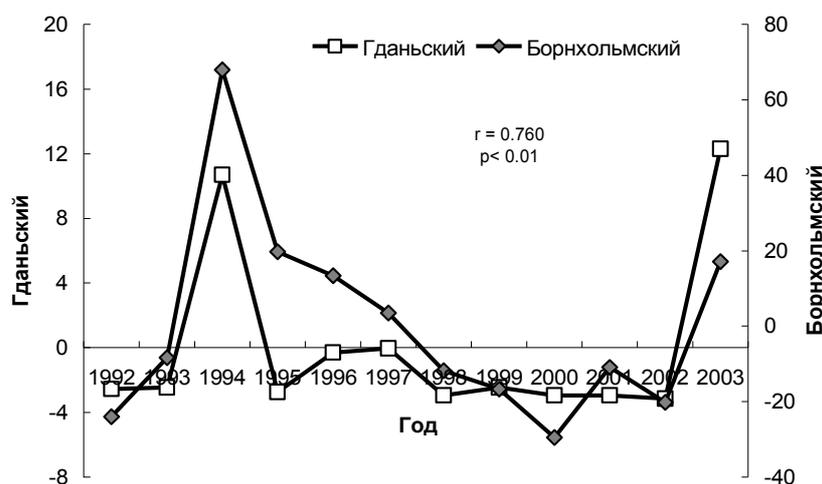


Рис. 3. Аномалии численности (шт./м²) икры трески в Гданьской впадине и Борнхольмской котловине в 1992–2003 гг.
 Fig.3. Anomalies of cod eggs abundance (qty/m²) in the Gdansk and the Bornholm Deeps in 1992–2003

Сопоставление наших данных по численности икры трески в Гданьской впадине с литературными сведениями из выше указанных источников по Борнхольмской впадине за 1992–2003 гг. показало, что динамика межгодовой изменчивости в этих районах имела сходную направленность, демонстрируя общие пики численности в 1994 и 2003 гг. ($r=0,760$ при $p<0,01$; рис. 3). Средняя численность (шт./м²) икры трески в Гданьской впадине составляла в эти годы около 10 % от таковой в Борнхольмском районе. При этом численность в пересчете на площадь распределения в первом из указанных районов составляла только около 4–5 % от уровня численности в Борнхольмской впадине. Это определялось меньшей площадью нерестилища, ограниченного в Гданьском районе изобатой 80 м, в то время как Борнхольмский нерестовый район простирался до 60 м изобаты благодаря более высокой придонной солёности.

Фактором окружающей среды, в значительной степени определявшим межгодовые колебания численности икры трески, видимо, был репродуктивный объем (рис. 4). С высокими значениями этого параметра в 1994, 1997 и 2003 гг. совпали максимумы численности в 1994 и 2003 гг. и ее средний уровень в 1997 г. В 2006 г. не было отмечено соответствия между этими параметрами. Тем не менее коэффициенты корреляционной связи, по данным 1992–2010 гг., были довольно высокими: 0,732 для икры и 0,765 для личинок трески при уровне значимости $p < 0,01$ (табл. 1). В Борнхольмской впадине в 1992–2003 гг. также прослеживалась положительная, но более слабая связь между численностью икры трески и RV ($r = 0,571$).

Таблица 1

Коэффициенты корреляции между численностью икры и личинок трески и репродуктивным объемом RV
Correlation coefficients between cod eggs and larvae, and reproductive volume RV

Годы	Район	Икра – личинки	Икра – RV	Личинки – RV
1992–2003	Гданьский	0,926 $p<0,01$	0,828 $p<0,01$	0,894 $p<0,01$
	Борнхольмский	–	0,571	–
1992–2010	Гданьский	0,926 $p<0,01$	0,733 $p<0,01$	0,765 $p<0,01$

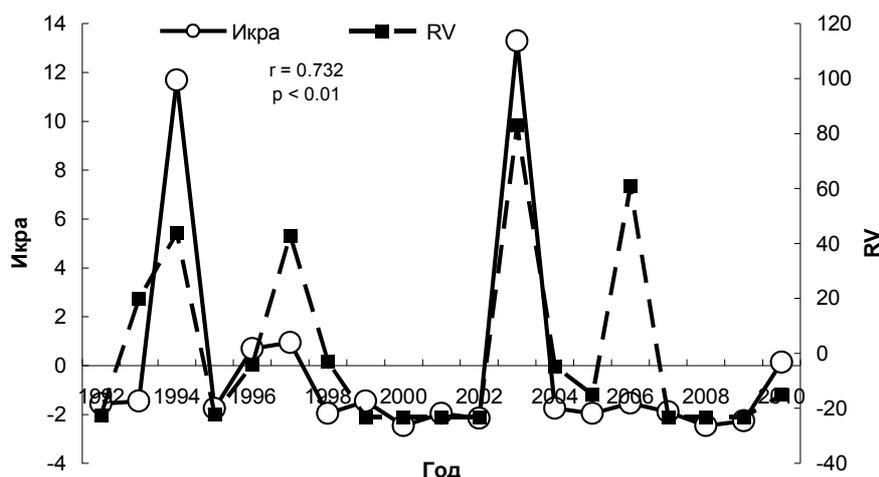


Рис.4. Аномалии численности (шт. /м²) икры трески и величины репродуктивного объема RV (км³) в Гданьской впадине за 1992–2010 гг.
 Fig.4. Anomalies of cod eggs abundance (sp. /m²) and reproductive volume value RV (km³) in the Gdansk Deep for 1992–2010

Однако в рассматриваемые годы репродуктивный объем в сезон размножения трески, видимо, не имел решающего влияния для формирования численности ее пополнения (табл. 2). Чрезвычайно низкие величины коэффициента корреляции между R и RV, по данным 1991–2010 гг., резко контрастировали с высокими показателями связи за предшествующий период. В 1971–1990 гг. наиболее высокий показатель корреляции был отмечен между численностью пополнения R и репродуктивным объемом в Готландской впадине RV_{ГОТ}; самый низкий – между R и репродуктивным объемом в Борнхольмской впадине RV_{БВ}. Различия в степени влияния репродуктивных объемов в разных районах моря на индекс выживания потомства были менее выражены.

Таблица 2

Коэффициенты корреляции между репродуктивным объемом RV, численностью пополнения R и индексом выживания трески ln IB
Correlation coefficients between reproductive volume RV, recruitment abundance R and survival index ln SI

Годы	Параметры	RV _{БВ}	RV _{ГД}	RV _{ГОТ}	RV общий
1971–1990	R	0,400	0,541	0,713	0,591
			p<0,05	p<0,01	p<0,01
	lnSI	0,565	0,676	0,667	0,675
1991–2010		p=0,01	p<0,01	p<0,01	p<0,01
	R	0,025	0,088	0,098	0,109
	lnSI	-0,094	0,095	-0,172	-0,007

*БВ – Борнхольмская котловина, ГД и ГОТ – Гданьская и Готландская впадины

*BV – Bornholm Deep, GD and GOT – Gdansk and Gotland Deeps

Сопоставление межгодовой изменчивости величины пополнения и индекса выживания показало, что достоверная положительная зависимость между этими параметрами присутствовала как в 1960–1980-е гг. при высокой численности популяции балтийской трески, так и в 1992–2010-е гг. при ее низком уровне (рис. 5). В рамках рассматриваемых периодов можно выделить временные отрезки с наиболее высокими показателями связи между этими параметрами. Так, коэффициенты корреляции между пополнением и индексом выживания составляли 0,760, p< 0,01 и 0,700, p< 0,05, по данным 1971–1990 и 1992–2000 гг. соответственно. Таким образом, пополнение зависело от выживания потомства в каждый из рассматриваемых периодов. Но если в период с 1966 по 1991 гг. величина репродуктивного объема в нерестовый сезон имела решающее значение, то в современный период значение этого фактора заметно уменьшилось.

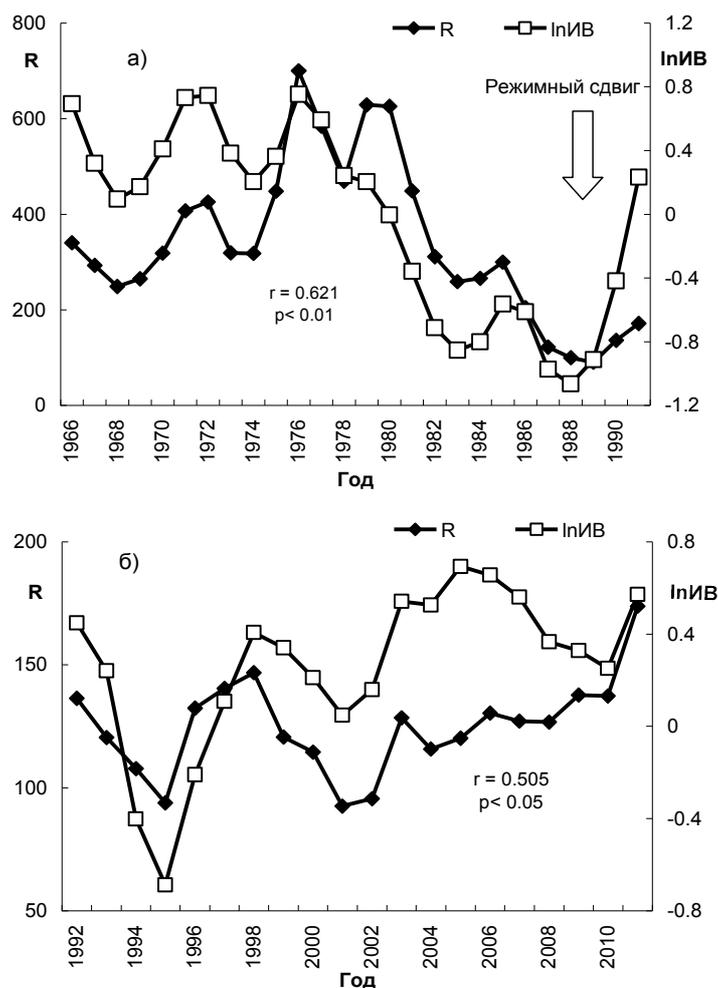


Рис. 5. Численность (млн) пополнения R и индекс выживания lnIB в периоды:
 а) до режимного сдвига; б) после режимного сдвига
 Fig. 5. Recruitment abundance R (mln.) and survival index lnSI for periods:
 а) before regime shift; б) after regime shift

Обсуждение

Современный период в состоянии экосистемы Балтийского моря принято отсчитывать от начала 1990-х гг., обычно с 1992 или с 1993 гг. [Alheit et al., 2005; Möllmann et al., 2008]. Это связано с экологическим режимным сдвигом, произошедшим в конце 1980-х – начале 1990-х гг. Сдвиг был вызван длительным отсутствием адвекций североморской воды, что вызвало резкое снижение солености в придонных слоях восточных районов моря. Одним из результатов было почти полное прекращение размножения трески в Готландской впадине и слабая нерестовая активность в Гданьской впадине. В настоящее время основным районом воспроизводства трески в Балтийском море является Борнхольмская котловина [CORE, 1998]. Средняя численность икры трески в Гданьской впадине в 1990-е годы была более чем в 10 раз ниже таковой в 1949–1956 гг., когда был отмечен вековой максимум численности икры трески во всех нерестовых районах Балтийского моря [Карасева, 2013]. По сравнению с периодом с 1966 по 1980 г. она уменьшилась почти в 4 раза [Karasiova, Voss, 2004]. Интенсификация нереста трески в 1994 г. и 2003 г. была следствием появлений мощных североморских адвекций, редких в современный период [Matthaus, 2006; Карасева, Зезера, 2016]

Повышение солености и содержания кислорода в придонном слое приводило к улучшению условий воспроизводства трески, хорошим индикатором которых является репродуктивный объем вод. Это термин был впервые введен для оценки условий среды еще в 1980-е гг., хотя первоначально под ним понимали в основном толщину слоя, пригодного для нереста трески [Grauman, Yula, 1989]. В настоящее время этот термин применяется для количествен-

ной оценки объема (км³) вод с соленостью не менее 11‰ и содержанием кислорода не менее 2 мл/л, пригодных для выживания икринок трески [Plikshs et al., 1993]. В дальнейшем этот показатель широко использовался в исследованиях [CORE, 1998; Köster et al., 2009; Карпушевский и др., 2013]. В частности, была выявлена связь между продукцией икры трески и репродуктивным объемом за период 1971–1990 гг. [Карасева, 2016]. Также было показано влияние этого параметра на величину пополнения трески [Plikshs et al., 2015].

Как следует из представленных данных, положительная связь между численностью икры трески и репродуктивным объемом в современный период сохраняется в Гданьской впадине; в меньшей степени она выражена в Борнхольмской котловине. Однако резким отличием от периода 1970–1980-х гг. является отсутствие в настоящее время связи между этим фактором и величиной пополнения. Считается, что пополнение балтийской трески связано с выживанием ее икры, и переход от поздней стадии развития икры к ранним личиночным стадиям является критическим для формирования ее пополнения [Köster et al., 2003]. Уменьшение репродуктивного объема, иногда до полного его отсутствия в восточных районах моря, являлось одним из важнейших факторов, определявших величину пополнения трески [Plikshs et al., 1993]. Отсутствие такой связи в последние десятилетия указывает на то, что увеличилась роль других факторов, воздействующих на успешность воспроизводства, среди которых может быть величина нерестового запаса, доля созревших производителей, в частности доля самок старших возрастов, а также хищничество и пр.

Отношение пополнения к размеру нерестового запаса, то есть индекс выживания или коэффициент выживания, *ln*ИВ, принято использовать для характеристики выживания потомства, а также для выделения пороговых уровней в состоянии нерестового запаса [Бондаренко и др., 2003]. Применительно к популяции восточно-балтийской трески сохранявшаяся в 1990–2000-е гг. положительная корреляция между пополнением и индексом выживания указывает, что численность пополнения зависела не только от способности потомства успешно миновать критический переход на личиночную фазу развития. По-видимому, в настоящее время после утраты Готландского нерестового района урожайность поколения стала определяться по меньшей мере в течение всего периода от вымета икры до метаморфоза и, возможно, на протяжении первых двух лет жизни.

Заключение

1. Колебания численности икры и личинок трески в Гданьской впадине в 1992–2015 гг. на этих двух стадиях раннего онтогенеза в целом были синхронными, о чем свидетельствовало наличие достоверной корреляционной связи.

2. Динамика межгодовой изменчивости в Гданьской и Борнхольмской впадинах имела сходную направленность, демонстрируя общие пики численности в 1994 и 2003 гг.

3. Фактором окружающей среды, в значительной степени определявшим межгодовые колебания численности икры трески, видимо, был репродуктивный объем вод с соленостью не менее 11‰ и содержанием кислорода не менее 2 мл/л.

4. Между численностью пополнения и репродуктивным объемом в глубоководных впадинах в 1971–1990 гг. была выявлена положительная корреляционная связь.

5. После режимного сдвига конца 1980-х – начала 1990-х гг. репродуктивный объем в сезон размножения трески, видимо, не имел решающего влияния на формирование численности ее пополнения.

Список литературы

Бондаренко М.В., Кровнин А.С., Серебряков В.П. Ранжирование урожайности поколений и коэффициентов выживания поколений в раннем онтогенезе промысловых рыб Баренцева моря для определения биологических ориентиров и оценки изменчивости среды. М.: ВНИРО, 2003. 188 с.

Грауман Г.Б. Экологические особенности воспроизводства основных пелагофильных рыб в Балтийском море // *Fischerei-Forschung*, 1980. Vol. 18 (2). P. 77–81.

Грауман Г.Б. Ихтиопланктон // Очерки по биологической продуктивности Балтийского моря. 1984. Т. 3. Под ред. Д.Е. Гершановича / М.: Типография при управлении делами Секретариата СЭВ. С. 257–456.

Зезера А.С. Многолетние изменения абиотических условий в Балтийском море (1975–2007 гг.) // Промыслово-биологические исследования АтлантНИРО в 2006–2007 годах. Том I. Балтийское море и заливы. Калининград: АтлантНИРО, 2009. С. 6–17.

Казанова И.И. Определитель икры и личинок рыб Балтийского моря и его заливов // Труды ВНИРО. М., 1954. Т. 26. С. 221–265.

Карасева Е.М. Численность и типы пространственного распределения икры и личинок восточно-балтийской трески *Gadus morhua callarias* (Gadidae) в 1931–1996 годы // *Вопр. ихтиол.* 2013. Т. 53 (2). С.189–199.

Карасева Е.М. К вопросу об оценке воспроизводительной способности восточно-балтийской трески *Gadus morhua callarias* (Gadidae) по данным ихтиопланктонных съемок // *Вопр. ихтиол.* 2016. Т. 56 (3). С. 335–344.

Карасева Е.М., Зезера А.С. Причины различного влияния затоков североморских вод на размножение трески *Gadus morhua callarias* в Готландской впадине Балтийского моря // *Океанология*. 2016. Т. 56, № 5. С. 708–719.

Карпушевский И.В., Зезера А.С., Иванович В.М. Адаптационные особенности популяций пелагических и демерсальных рыб в пространственной и временной динамике фактора солености вод Балтийского моря // Труды ЗИН РАН. Приложение 3. «50 лет концепции критической солености». СПб., 2013. С. 126–135.

Расс Т.С., Казанова И.И. Методическое руководство по сбору икринок, личинок и мальков рыб. М: Пищевая промышленность. 1966. 42 с.

Alheit J. [et al.]. Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic and in the central North Sea in the late 1980s / Alheit J., Dutz J., Kornilovs G. // *Canadian J. Fish. Aquat. Sci.*, 2005. Vol. 59. P. 1858–1873.

(CORE, 1998) Mechanisms influencing long term trends in reproductive success and recruitment of Baltic cod: Implication for fisheries management // Final Report. AIR 94 1226. Pt II. 1998. 504 p.

Grauman G.B., Yula E. The importance of abiotic and biotic factors in the early ontogenesis of cod and sprat // *Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.*, 1989. Vol. 190. P. 207–210.

ICES. Report of the Baltic Fisheries Assessment Working Group (WGBFAS) // ICES CM 2014/ACOM: 10. 833p.

Karasiova E.M., Voss R. Long-term variability of cod and sprat eggs abundance in ichthyoplankton of the Baltic Sea // ICES CM 2004/L: 07. 28p.

Köster F.W. [et al.]. Recruitment of Baltic cod and sprat stocks: identification of critical life stages and incorporation of environmental variability into stock-recruitment relationship / Köster F.W., Hinrichsen H.-H., Schnack D. // *Scientia marina*, 2003. Vol. 67 (9). Suppl. 1. P. 129–154.

Köster F.W. [et al.]. Environmental effects on recruitment and implications for biological reference points of eastern Baltic cod (*Gadus morhua*) / Köster F.W., Vinther M., MacKenzie B.R., Eero M., Plikshs M. // *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 2009. Vol. 41. P. 205–220.

MacKensie B.R. [et al.]. Quantifying environmental heterogeneity: habitat size necessary for successful development of cod *Gadus morhua* eggs in the Baltic Sea / MacKensie B.R., Hinrichsen H.-H., Plikshs M., Wieland K., Zezera A.S. // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 2000. Vol. 193. P. 143–156.

Matthaus W. The history of investigations of salt water inflows into the Baltic Sea – from the early beginning to recent results // *Meereswissenschaft. Bericht.* 2006, № 65. – P. 1–73.

Möllmann C. [et al.]. Reorganisation of a large marine ecosystem due to atmospheric pressure: a discontinuous regime shift in the Central Baltic Sea / Möllmann C., Dieckmann R., Mueller-Karulis B. // *Global Change Biology*, 2009. Vol. 15. P. 1377–1393.

Plikshs M., Kaleis M., Grauman G.B. The influence of environmental conditions and spawning stock size on strength of the eastern Baltic Cod // ICES CM 1993 / J: 22.

Plikshs M. [et al.]. Reproduction of Baltic cod, *Gadus morhua* (Actinopterygii: Gadiformes: Gadidae), in the Gotland Basin: Causes of annual variability / Plikshs M., Hinrichsen H.-H., Elverts D. // *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 2015. Vol. 45. P. 247–258.