

УДК 597-152.412(268.45)

## Состав и структура ихтиоценоза Баренцева моря на ранних стадиях онтогенеза по данным российских ихтиопланктонных съемок 1959-1993 годов

Н.В. Мухина, А.В. Долгов

*Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича (ПИНРО)*

**Аннотация.** По данным ихтиопланктонных съемок 1959-1993 гг. рассмотрены видовой состав и структура ихтиоценоза Баренцева моря на стадии икры и личинок. Установлено, что в уловах встречались икра и личинки 55 видов рыб 24 семейств из 7 зоогеографических групп, но доминировали преимущественно бореальные и бореальные европейские виды. Кривые "доминирования – разнообразия" икры и личинок рыб соответствовали ненарушенным сообществам с относительно высоким видовым разнообразием.

**Abstract.** Species composition and structure of the Barents Sea fish community at stages of eggs and larvae have been considered basing data from ichthyoplankton surveys for 1959-1993. Eggs and larvae of 55 fish species from 24 families were registered. They belonged to 7 zoogeographic groups, but mainly boreal and boreal European species were dominant species. Patterns of curves "dominance – diversity" of eggs and larvae corresponded to undisturbed communities with relatively high species diversity.

**Ключевые слова:** ихтиопланктон, икра, личинки, Баренцево море  
**Key words:** ichthyoplankton, eggs, larvae, the Barents Sea

### 1. Введение

Более четверти видов рыб, обитающих в Баренцевом море, размножаются вдоль северных берегов Норвегии от Лофотенского мелководья на север до о. Медвежьего. Здесь находится одна из значимых репродуктивных зон Северо-Восточной Атлантики, где проходит нерест донных и пелагических видов рыб, имеющих важное промысловое значение: трески, пикши, морских окуней, сельди, мойвы, сайды, зубаток и др.

Изменения климата оказывают значительное влияние на морские экосистемы в целом, в том числе на популяции различных видов рыб. С увеличением теплосодержания вод Мирового океана в 90-е гг. XX в. наблюдались изменения в ареалах распределения многих видов рыб. Появление тепловодных видов за счет расширения ареала отмечено для многих районов Мирового океана, в том числе Северо-Восточной Атлантики (Klyashatorin, 2001). Изменения температуры воды приводит к изменению ареалов различных видов, и, следовательно, к изменениям – в структуре биоценозов и во взаимоотношениях между видами.

Цель статьи – показать структуру сообщества рыб на ранних стадиях онтогенеза в репродуктивной зоне северо-восточной части Норвежского моря, оценить видовое разнообразие и определить тенденции изменения индекса видового разнообразия данного сообщества.

### 2. Материалы и методы

Материалом для исследования послужили данные ихтиопланктонных съемок, выполненные ПИНРО на акватории северо-восточной части Норвежского и юго-западной части Баренцева морей в апреле-июле 1959-1993 гг. Материал собран на станциях, расположенных по стандартным гидрологическим разрезам (рис. 1). На каждой станции выполнялся комплекс работ по гидрологии, гидробиологии и ихтиологии.

Ихтиопланктонные работы выполнялись по методике, предложенной А.С. Бараненковой (1961). Информация о методике, сроках выполнения съемок, оценках индексов численности икры и личинок рыб подробно изложена в работе группы авторов (Mukhina et al., 2003).

Орудиями лова служили: для поимки икры и мелких личинок в апреле-мае – сеть икорная ИКС-80 (диаметр входного отверстия 80 см, газ с ячейкой размером 0,505 мм); для поимки личинок в июне-июле – сеть ИКС-80 и ринг-трал (длиной 3 м, диаметр входного отверстия 150 см, дель с ячейкой 3 мм). Облавливались горизонты 0, 25, 50 м и слой 0 – дно.

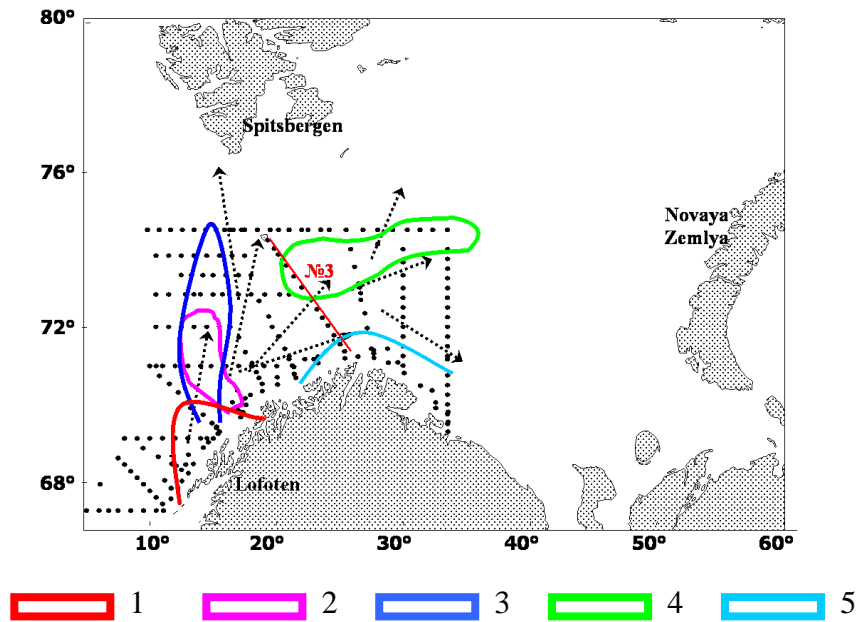


Рис. 1. Положение станций на гидрологических разрезах, выполняемых в ихтиопланктонных съемках в период 1959-1993 гг. Стрелками показано направление теплых атлантических течений; цветными линиями – основные нерестилища трески (1), пикши (2), морских окуней (3), камбалы-ерша (4), мойвы (5); № 3 – разрез, соединяющий мыс Нордкап и о. Медвежий

Уловы планктона фиксировали раствором формальдегида и из них впоследствии выбирались икра и личинки рыб, идентификацию которых определяли с помощью микроскопа под 16-кратным увеличением, в соответствии с номенклатурой стадий развития по *T.C. Paccy* (1946) и *Ф. Расселу* (*Russell*, 1976).

Показатели численности икринок и личинок рассчитывали отдельно по каждому орудию лова за апрель-май, июнь-июль на каждой станции и в целом за съемку. Поскольку икорные сети и ринг-трал не были оснащены счетчиками учета объема профильтрованной воды, численность икринок и личинок рассчитывали на один 10-минутный горизонтальный лов. За индекс численности икры и личинок на станции и в целом за съемку принималась средняя арифметическая по всем горизонтам на одно орудие лова.

Икра и личинки рыб были объединены в зоогеографические группы, согласно классификации, представленной в работах *А.П. Андрияшева*, *Н.В. Черновой* (1994) и *FishBase* (2000).

Для анализа видового разнообразия применялись кривые "доминирования – разнообразия", предложенные *Р. Уиттэкером* (*Whittaker*, 1965), и индексы видового разнообразия. Индекс видового разнообразия ( $d$ ) рассчитывался отдельно для икры и личинок по формуле, предложенной *Х. Одумом* с соавторами (*Odum et al.*, 1960):

$$d = (W - 1) / \sqrt{N},$$

где  $W$  – число видов в сообществе;  $N$  – число особей в сообществе.

Сравнение индексов видового разнообразия проводили отдельно по холодным и теплым годам. Для этого были приняты температурные оценки года по условной 3-бальной шкале (теплые, нормальные, холодные) на основе характеристик теплового состояния вод основных течений в слое 0-200 м на стандартных разрезах Баренцева моря (*Терещенко*, 1999). В качестве температурного предиктора использовалась температура воды в мае в слое 0-50 м на разрезе № 3 (ст. 2-6 для Основной ветви Нордкапского течения), проходящем по водоразделу Норвежского и Баренцева морей.

Показатели численности икры и личинок различных зоогеографических групп, а также индекса видового разнообразия были выражены натуральными логарифмами ( $\log$ ).

### 3. Результаты и обсуждение

#### Видовой состав ихтиопланктона

По данным ихтиопланктонных съемок, в уловах встречались икра и личинки 55 видов рыб из 24 семейств.

Среди икры в весенний период преобладали представители семейства тресковых *Gadidae* (треска, пикша, тресочка Эсмарка) и камбаловых *Pleuronectidae* (камбала-ерш), которые в сумме составляли 98,8 % от общей численности икры. В летний период структура сообщества икры была несколько другой. В уловах преобладали икра семейства камбаловых (малоротая камбала и лиманда), налимовых *Lotidae* (налимы spp. и менек) и тресковых (треска, пикша, тресочка Эсмарка), которые в сумме составляли 99,4 % от общей численности икры. В целом на стадии икры наиболее многочисленными были виды из семейств тресковые, налимовые и камбаловые.

Среди личинок в весенний период основу уловов составляли представители семейств корюшковых *Osmeridae* (мойва – 72 %), морских окуней *Sebastidae* (морские окуни – 15 %) и тресковых (треска – 7 %). В летний период доминировали представители этих же семейств, только в несколько иной пропорции: мойва – 29 %, морские окуни – 64 % и трески – 2 % от общего числа видов.

Остальные виды рыб можно разделить на две группы. Доля видов первой группы достигала 0,1-0,8 % от общей численности икры и личинок. В эту группу вместе с промысловыми видами входили морские налимы, норвежская карликовая камбала, аргентина, песчанка, европейский керчак и липарисы. Доля видов из второй группы была крайне незначительна и составляла менее 0,1 % от общей численности икры или личинок.

#### *Доминирующие виды различных зоогеографических типов*

Все идентифицированные икринки и личинки рыб, выловленные на акватории ихтиопланктонной съемки, были объединены в группы по принципу географической зональности, которая связана главным образом с зональными различиями температуры водных масс. На акватории исследования встречались икра и личинки, относящиеся к бореальным и арктическим видам. Бореальные виды были представлены несколькими зоогеографическими группами: преимущественно бореальной, бореальной европейской, бореальной атлантической, южной бореальной европейской, преимущественно бореальной атлантической, преимущественно бореальной европейской. На стадии икры встречались представители 5, а на стадии личинки – представители 7 зоогеографических групп. Доминировали представители преимущественно бореальной и бореальной европейской групп, доля которых составила более 95-97 % от общей численности икры или личинок. Это вполне закономерно, т.к. акватория ихтиопланктонных съемок располагается в основном в водах теплых ветвей Норвежского течения, где обитают преимущественно бореальные виды (Mukhina, 1993).

В каждой зоогеографической группе на долю доминирующего вида приходилось более 50 % от числа видов, составляющих данную группу. Среди икры в группе преимущественно бореальной доминировала треска *Gadus morhua*, в бореальной европейской – малоротая камбала *Microstomus kitt*, бореальной атлантической – большеглазый нитеперый налим *Phycis blennoides*, южной бореальной европейской – тресочка Эсмарка *Trisopterus esmarkii*, преимущественно бореальной атлантической – путассу *Micromesistius poutassou* (рис. 2). Среди личинок в наиболее многочисленной преимущественно бореальной группе доминировала мойва *Mallotus villosus*, в бореальной европейской – песчанки *Ammodytes spp.*, арктической – липарисы *Liparis spp.*, преимущественно бореальной европейской – люмпенусы *Lumpenus spp.*, в бореальной атлантической – мохоголовая собачка *Chirolophis ascanii*, в преимущественно бореальной атлантической – бентозема *Benthosema glaciale*, в южной бореальной европейской – мерланг *Merlangius merlangus* (рис. 3).

Таким образом, в районе Лофотенского мелководья структура сообщества икры и личинок характеризуется наличием немногих обычных или доминантных видов, представленных большим числом особей, и многих редких видов, представленных малым числом особей, что типично для северных широт. На акватории исследования встречались икра и личинки, относящиеся к бореальным и арктическим видам. Доминировали представители преимущественно бореальной и бореальной европейской групп.

#### *Межгодовая динамика изменчивости ихтиопланктонного сообщества*

Акватория репродуктивной зоны у северного побережья Норвегии занята преимущественно теплыми водами атлантических течений и в меньшей степени – холодными арктическими водами, что и определяет видовое разнообразие ихтиопланктонного сообщества этого района (Mukhina, 1994). Состав и численность ихтиопланктонного сообщества менялись ежегодно.

Икра и личинки преимущественно бореальной, бореальной европейской и арктической групп присутствовали в уловах ежегодно (рис. 4-5). Икра и личинки бореальной атлантической группы также ежегодно отмечались в уловах, за исключением 1964 и 1966 гг., когда их численность была, вероятно, настолько мала, что не регистрировалась орудиями лова. Икра и личинки южной бореальной европейской и преимущественно бореальной атлантической групп в заметных количествах стали регистрироваться лишь с конца 70-х гг. XX в. Соотношение видов бореальных и арктических групп менялось в зависимости от температурных условий года (рис. 6). В холодные годы в ихтиопланктонном сообществе численность видов арктической группы составляла 40 %, в теплые годы сокращалась до 20 %.

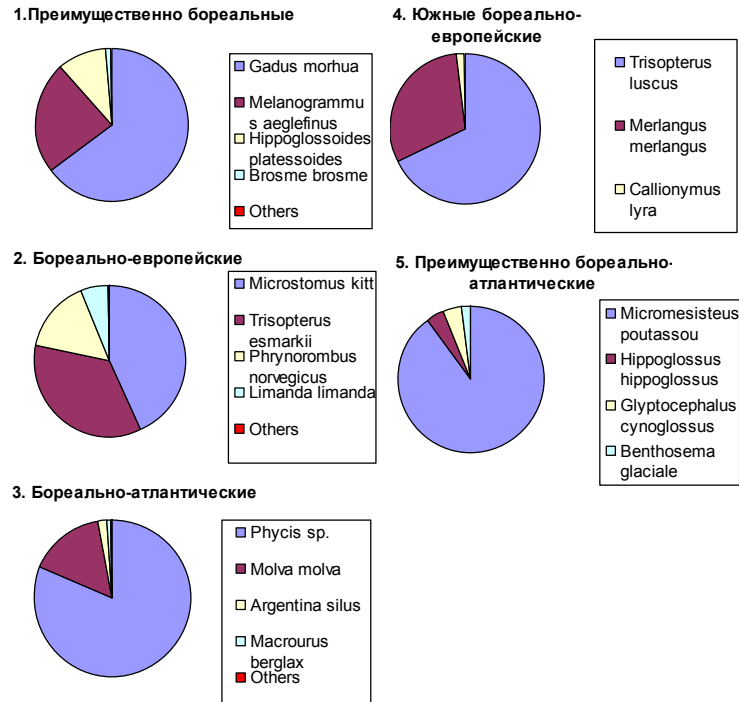


Рис. 2. Соотношение видового состава икры по зоогеографическим группам

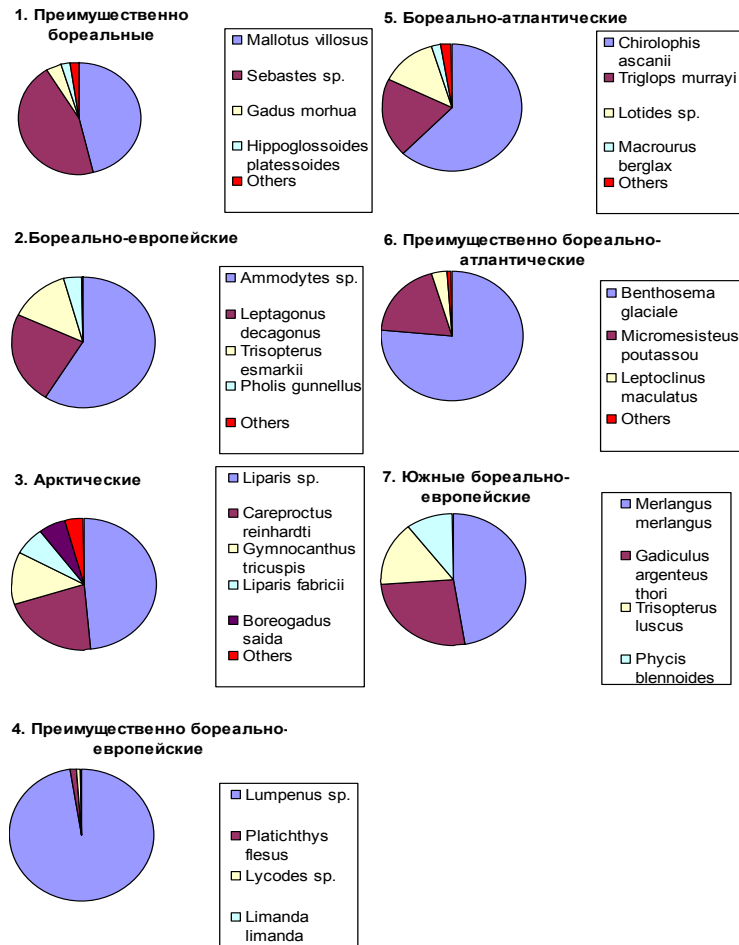


Рис. 3. Соотношение видового состава личинок по зоогеографическим группам

Известно, что широтная зональность в водоемах не носит абсолютного характера и сильно меняется под влиянием ряда факторов, в частности течений, которые в значительной степени определяют распространение видов (Trofimov et al., 2003). Поскольку основной ареал южной бореальной европейской группы рыб находится значительно южнее исследуемой акватории, занос икры и личинок рыб этой зоогеографической группы был выбран маркером, характеризующим интенсивность течений и, в какой-то степени, тенденции изменения климата. Температура верхних слоев моря отражает не только интенсивность радиационного прогрева, но и интенсивность переноса водных масс. На этом основании изменения средней температуры воды в слое 0-50 на станциях разреза 3, характеризующих Основную ветвь Нордкапского течения в мае предшествующего года были сопоставлены с индексом численности икры и личинок рыб южной бореальной европейской группы в год их поимки. Между этими параметрами была обнаружена прямая связь средней величины ( $r = 0,53$  и  $r = 0,62$  соответственно, при  $p = 0,05$  и  $n = 35$ ). С большой долей вероятности это может быть свидетельством того, что потепление климата в 90-е гг. XX в. способствовали расширению ареала отдельных видов рыб южного бореального европейского комплекса.

Интенсивность переноса поверхностных слоев водных масс в значительной степени определяет границы ареалов икры и личинок рыб, которые дрейфуют на исследуемую акваторию с юга и севера (Мухина, 2004). В теплые годы границы ареалов икры основных бореальных и личинок арктических видов располагаются севернее, чем в холодные, в холодные годы наблюдается обратная тенденция.

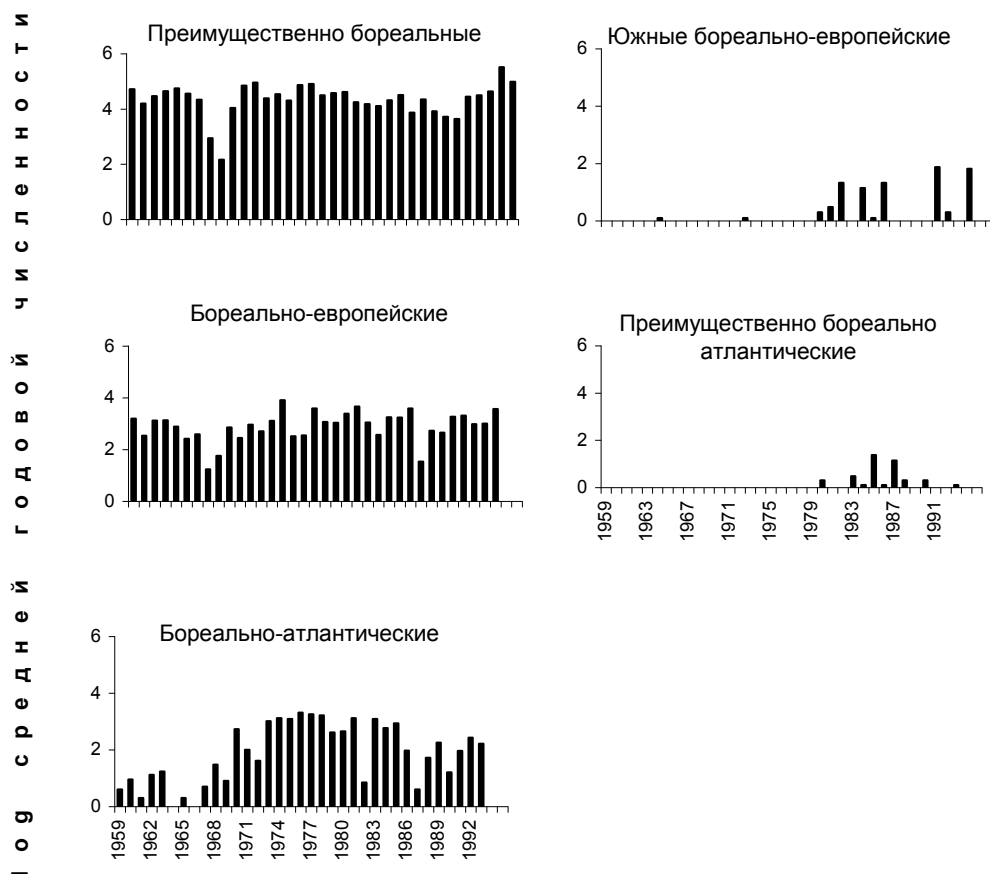


Рис. 4. Межгодовая динамика численности икры различных зоогеографических групп

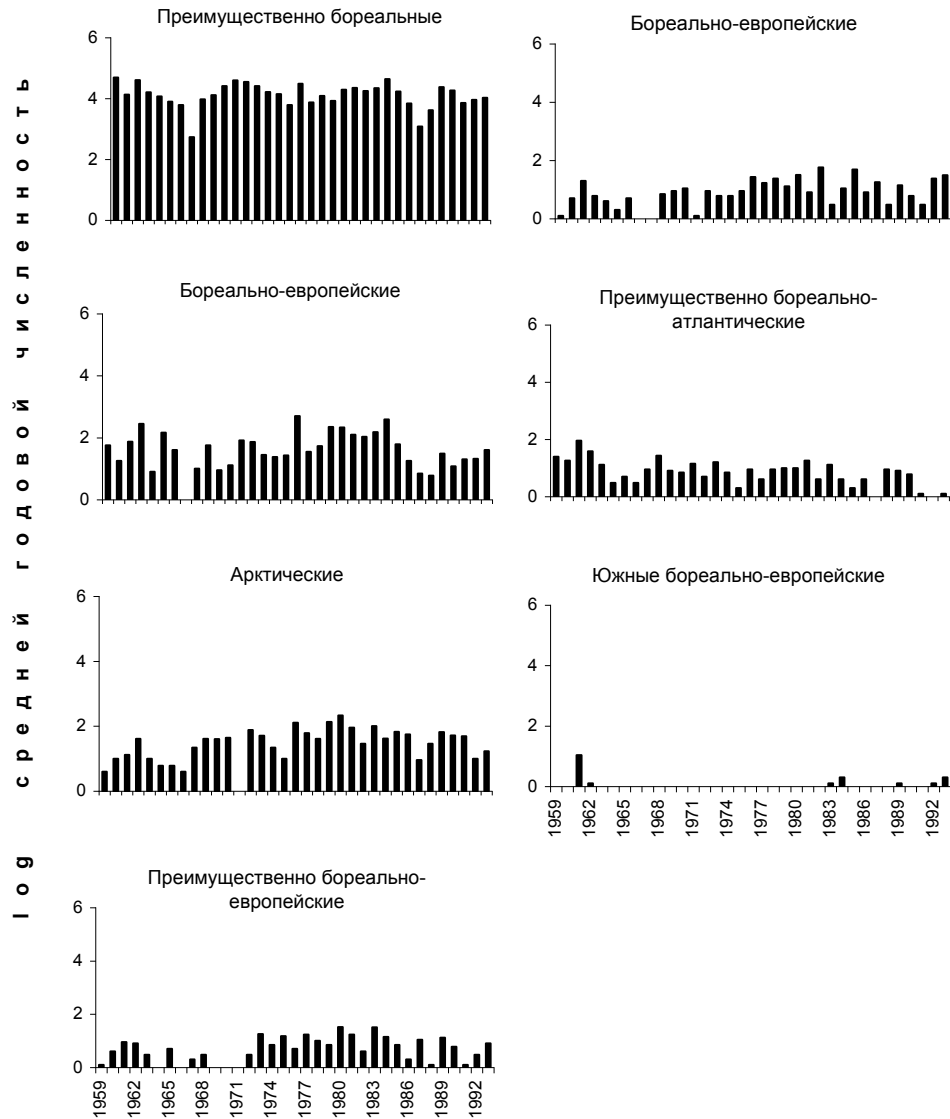


Рис. 5. Межгодовая динамика численности личинок разных зоогеографических групп

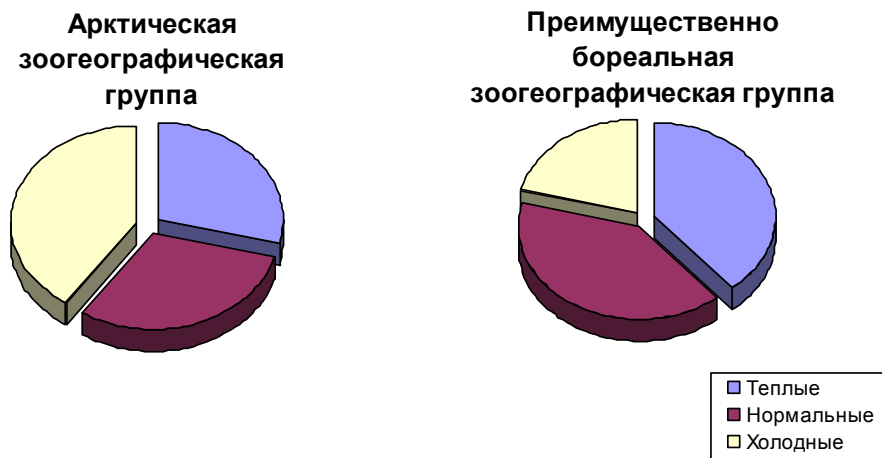


Рис. 6. Численность личинок различных зоогеографических групп в теплые, нормальные и холодные годы

Индексы видового разнообразия и кривые значимости видов

Для анализа видового сообщества рыб на стадии раннего онтогенеза применялись два подхода: сравнения, основанные на формах кривых "доминирования – разнообразия" и сравнения, основанные на индексах разнообразия. Эти два параметра рассчитывались отдельно по икре и личинкам.

Кривые "доминирования – разнообразия" используют для оценки богатства и относительного обилия видов в природных системах и объяснения, каким образом подразделяется пространство экологических ниш. Большинство видов в природных открытых системах сосуществуют в условиях соревнования за ресурсы без конкурентного исключения из местообитания и описываются S-образной кривой (Whittaker, 1965). Чем выше кривая и чем более она уплощена, тем больше при данном числе видов общее разнообразие, и наоборот. В стрессовых ситуациях, независимо от того, вызваны ли они естественными причинами или антропогенным воздействием, кривая становится крутой, поэтому ее часто используют для оценки влияния нарушений на видовую структуру.

По нашим данным, кривые "доминирования – разнообразия" икры и личинок рыб имеют пологую S-образную форму, соответствующую ненарушенным сообществам с относительно высоким видовым разнообразием (рис. 7). Среди икры доминируют треска, пикша, камбала-ерш, на долю которых приходится 22 % от численности всех видов пелагических икринок. Среди личинок доминируют мойва, морские окуни и треска, на долю которых приходится 14 % от численности всех видов пелагических личинок.

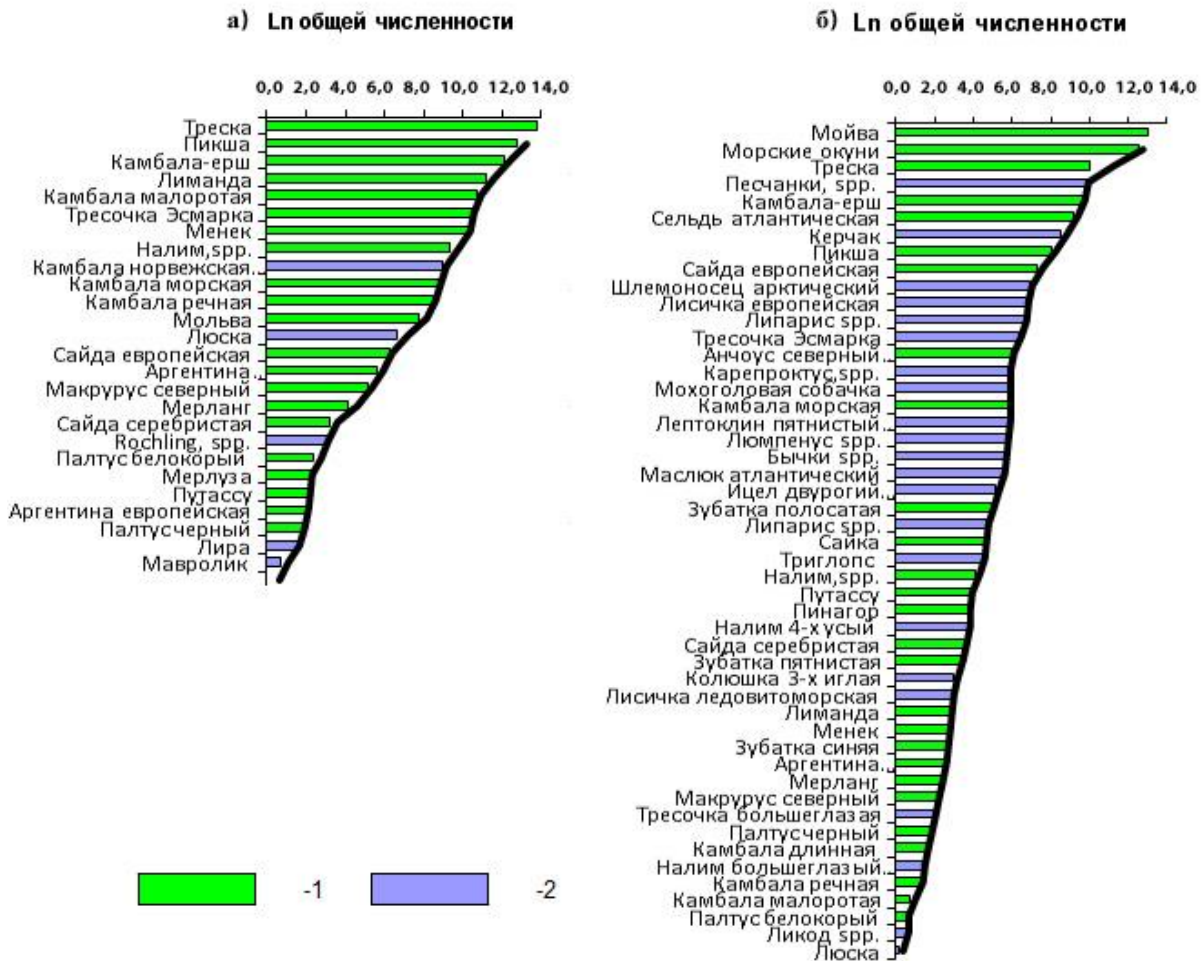


Рис. 7. Кривые "доминирования – разнообразия" икры (а) и личинок (б) промысловых (1) и непромысловых (2) видов рыб на водоразделе Норвежского и Баренцева морей в апреле-июле 1959-1993 гг.

Анализ межгодовой динамики индексов разнообразия икры и личинок рыб показал наличие определенных циклов. Межгодовая изменчивость индекса разнообразия икры имела 5-6 летние циклы,

индекса разнообразия личинок – 10-12 летние (рис. 8). Известно, что в ходе экологической сукцессии видовое разнообразие обычно увеличивается (Одум, 1986). Сравнение индексов разнообразия икры и личинок рыб по годам с различными температурными условиями показало, что большее видовое разнообразие наблюдалось в холодные годы.

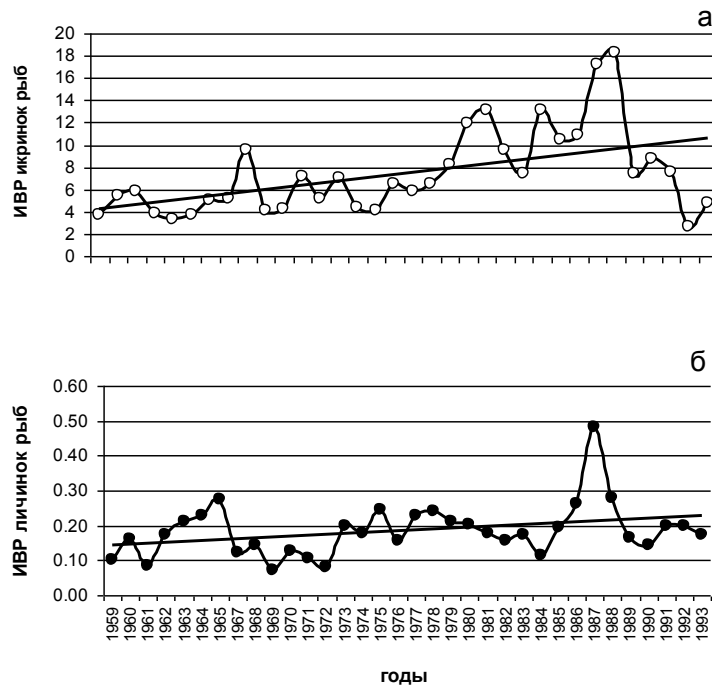


Рис. 8. Межгодовая динамика индексов видового разнообразия икры (а) и личинок (б) на водоразделе Норвежского и Баренцева морей в 1959-1993 гг. Показаны линии тренда

#### 4. Заключение

На акватории северо-восточной части Норвежского моря в весенне-летний период структура сообщества икры и личинок типична для северных широт: наличие немногих обычных или доминантных видов, представленных большим числом особей, и многих редких видов, представленных малым числом особей.

По данным российских ихтиопланктонных съемок, в уловах встречались икра и личинки 55 видов рыб из 24 семейств. На стадии икры наиболее многочисленными были рыбы из семейств тресковых (треска, пикша, тресочка Эсмарка), налимовых (налимы, менек) и камбаловых (камбала-ерш, лиманда, малоротая камбала). Среди личинок основу уловов составляли представители семейств корюшковых (мойва), морских окуней (морские окуни) и тресковых (треска).

На акватории исследования встречались икра и личинки, относящиеся к бореальным и арктическим видам. Бореальные виды были представлены несколькими зоогеографическими группами: преимущественно бореальной, бореальной европейской, бореальной атлантической, южной бореальной европейской, преимущественно бореальной атлантической, преимущественно бореальной европейской. Доминировали представители преимущественно бореальной и бореальной европейской групп.

Анализ численности икры и личинок разных зоогеографических групп и температуры водных масс показал, что потепление климата в последние десятилетия XX в. способствовали расширению ареала отдельных видов рыб южного бореального европейского комплекса. Кроме того, в теплые годы границы ареалов икры основных бореальных и личинок арктических видов располагаются севернее, чем в холодные, в холодные годы наблюдается обратная тенденция.

Кривые "доминирования – разнообразия" икры и личинок рыб соответствовали ненарушенным сообществам с относительно высоким видовым разнообразием. Индексы разнообразия имели определенную цикличность: среди икры – 5-6 летние циклы, среди личинок – 10-12 летние. Наибольшее видовое разнообразие наблюдалось в холодные годы.



## Литература

- FishBase 2000. A biological data base on the fishes. URL: www.fishbase.org.
- Klyashtorin L.B.** Climate change and long-term fluctuations of commercial catches: The possibility of forecasting. *FAO Fisheries Technical Paper, Rome, FAO*, N 410, 86 p., 2001.
- Mukhina N.V.** Distribution and dynamics of abundance of larval non-target species in the northeastern Norwegian and southeastern Barents Seas. *ICES C.M.*, p.15, 1994.
- Mukhina N.V.** Trends of variations in abundance of the main commercial fish of the Barents Sea in early ontogeny. *ICES C.M.*, L:72, p.12, 1993.
- Mukhina N.V., Marshall C.T., Yaragina N.A.** Tracking the signal in year-class strength of Northeast Arctic cod through multiple survey estimates of egg, larval and juvenile abundance. *Journal of Sea Research*, v.50, p.57-75, 2003.
- Odum H.T., Contlon J.E., Korniker L.S.** An organizational hierarchy postulate for the interpretation of species individual distributions, species entropy and ecosystem evolution and meaning of species variety index. *Ecology*, v.41, p.359-399, 1960.
- Russell F.S.** The egg and planktonic stages of British marine fishes. *London – New York – San Francisco, Academic press*, 524 p., 1976.
- Trofimov A.G., Ivshin V.A., Mukhina N.V.** The impact of eggs vertical ascent speed and water dynamics on abundance and survival of the north-east arctic cod (*Gadus morhua morhua* L.) in the Barents Sea at early life stages. *ICES C.M.*, O:04, 14 p., 2003.
- Whittaker R.H.** Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, v.147, p.250-260, 1965.
- Андряшев А.П., Чернова Н.В.** Аннотированный список рыбообразных и рыб морей Арктики и сопредельных вод. *Вопросы ихтиологии*, т.34, № 4, с.435-456, 1994.
- Бараненкова А.С.** К методике исследования ранних стадий промысловых рыб. *НТБ ПИНРО*, № 2-3 (16-17), с.10-13, 1961.
- Мухина Н.В.** Видовой состав личинок рыб, дрейфующих в район Шпицбергена. *Исследования ПИНРО в районе архипелага Шпицберген. Мурманск, ПИНРО*, с.100-109, 2004.
- Одум Ю.** Экология. В 2 т. *М., Мир*, т.2, 376 с., 1986.
- Расс Т.С.** Ступени онтогенеза костистых рыб (*Teleostei*). *Зоологический журнал*, т.25, вып.2, с.137-148, 1946.
- Терешенко В.В.** Гидрометеорологические условия в Баренцевом море в 1985-1998 гг. *Мурманск, ПИНРО*, 176 с., 1999.