

Характеристика минтая западной части ареала (Охотское море, северная часть Японского моря, Тихий океан у побережья Южных Курил)

Приведены результаты исследований одного из наиболее значимых в мировом рыболовстве вида минтая. Показаны популяционный состав в Охотском море и северной части Японского, части Тихого океана у южных Курильских островов, биологические особенности в различных районах обитания, результаты исследований динамики численности популяций и высказаны предположения о факторах, ее определяющих.

Актуальность исследований. Минтай является массовым видом, населяющим обширную область северной части Тихого океана. С шестидесятых годов XX века, со времени развития специализированного промысла, значение минтая в морском рыболовстве заметно возросло, а с семидесятых годов и до настоящего времени этот вид играет первостепенную роль. Суммарный вылов минтая достигал 6—7 млн. тонн в год, превышая объем промыслового изъятия других массовых рыб: сельди, сардин, анчоусов, трески. В России вылов минтая занимает первое место по объему, обеспечивая потребности в высококачественном белке, получаемом из морских объектов, рыбьем жире, продукции для сельского хозяйства. Основным районом промысла этой рыбы для российских рыбаков является Охотское море. Здесь в начале 90-х годов вылов минтая достиг максимальной величины — порядка 2 млн. тонн. Увеличение вылова произошло при нерегулируемом развитии промысла в открытой части моря рыболовным флотом ряда государств — КНР, Кореи, Польши и др. Неконтролируемый промысел в открытой части моря еще более четко обозначил проблемы, связанные с использованием запаса этой рыбы в Охотском море, и необходимость их решения. Первостепенными проблемами являются: популяционный состав минтая, величина запасов, их динамика и тесно связанные с последними — проблемы регулирования промысла.

Наряду с Охотским морем крупномасштабный промысел минтая в течение десятилетий существовал в районе Южных Курил, в северной части Японского моря. Применительно к этим районам промысла в России, смежным с районами лова минтая Японией, высокоактуальна проблема общности или дифференцированности запасов, их популяционного статуса, состояние запасов.

Следует отметить, что в России в 80—90-е годы существенно возросло, по сравнению с предыдущими периодами, количество исследований по минтаю. Тем не менее на вопросы, обозначенные выше, нет однозначных ответов, что существенно осложняет разработку мер по рациональной эксплуатации запасов важнейшего промыслового вида.

Цели и задачи исследований. Основной целью данной работы являлось изучение минтая в Охотс-

ком море, примыкающих районах Японского моря и части Тихого океана в районе Южных Курил как основы для разработки мер по рациональной эксплуатации важнейшего для рыболовства России промыслового объекта.

В основу работы положены первичные материалы, полученные автором лично в более чем 20 морских экспедициях в Японском, Охотском морях и Тихом океане у Курильских островов на научно-исследовательских и промысловых судах. Эти материалы включают десятки тысяч рыб, использованных для биоанализов и массовых измерений, сотни тралений, ихтиопланктонных станций. Кроме того, привлечены материалы, собранные сотрудниками СахНИРО при выполнении морских исследований по минтаю, как на промысловых, так и научно-исследовательских судах ТИНРО, в обработке и анализе которых автор принимала непосредственное участие.

Методы, использованные при сборе данных в полевых условиях, и способы их обработки являются общепринятыми при ихтиологических работах.

1. Популяционный состав минтая

Используемые при анализе популяционного состава методы в конечном итоге позволяют установить уровень позитивных отношений между особями. При этом очевидно, что уровень позитивных отношений более высокий внутри популяции, и это проявляется в сходстве особей по комплексу рассматриваемых признаков. Формирование в процессе эволюции общности особей вида в определенных условиях среды приводит к образованию популяций, т.е. самовоспроизводящихся и достаточно долго в эволюционном плане существующих групп рыб. При кажущейся простоте получения результата — по наибольшему сходству внутри группы и наибольшему различию между группами — имеющиеся данные по популяционному составу минтая, в том числе и рассматриваемой нами части ареала, весьма противоречивы (Вышегородцев, 1981; Пушкинов, 1982; Фадеев, 1986; Флусова, Богданов, 1986). Применение достаточно тонких методов анализа — на внутриклеточном уровне (Флусова, Богданов, 1986) — приводит к таким результатам, что

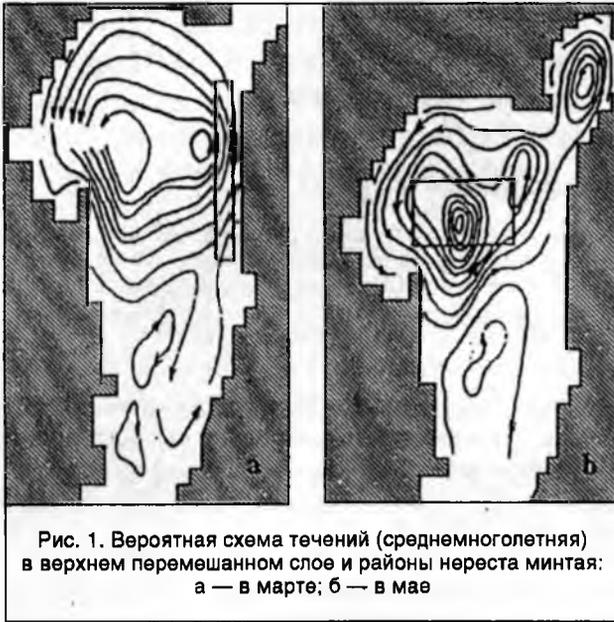


Рис. 1. Вероятная схема течений (средненоголетняя) в верхнем перемешанном слое и районы нереста минтая: а — в марте; б — в мае

популяции выделяются практически через каждые 60—100 миль, а общее их количество в Охотском море составляет 7—9.

Очевидно, что у минтая существуют свойства, которые необходимо учитывать при анализе популяционного состава его, чтобы понять закономерности формирования в процессе эволюции относительно изолированных, способных к самовоспроизведению групп именно у данного вида. Эти свойства следующие:

- 1) длительный, до 4—5 месяцев, нерест, сочетающийся с многократным выметом икры каждой самкой при удельном весе развивающейся в море икры, близкой к удельному весу морской воды;
- 2) длительная планктонная стадия в онтогенезе;
- 3) высокая миграционная активность взрослых особей, осваивающих расстояние в смежные сезоны до 2 тыс. миль.

Наличие указанных свойств вида позволяет считать, что весьма важное значение в его воспроизводстве имеют течения, и очевидно, что образование популяций в процессе эволюции могло произойти в таких условиях, где свойства 1—2, как приспособление к расселению, реализовались успешно. Очевидно, что в период эмбрионального и постэмбрионального развития минтая при длительном нересте и продолжительной планктонной стадии, протекающих при значительно меняющихся условиях зимнего и весеннего сезонов, формируется относительное разнообразие фенотипических признаков. Эти же условия в процессе эволюции выработали экологическую пластичность вида. Высокая миграционная активность, являющаяся также приспособлением к расселению и активному освоению наиболее богатых кормом районов, в сочетании с экологической пластичностью вида показывает, что значимым фактором изоляции между популяциями может быть изоляция расстоянием, но внутри группы, и значительной по занимаемой площади, реален обмен генами.

С учетом названных свойств вида, анализа фенотипических признаков, ростовых характеристик, условий среды формировались представления автора о популяционном составе минтая (Зверькова, 1981; 1982; 1993). При весьма широком распределении в нагульный сезон перед нерестом рыба локализуется более компактно на значительно меньшей акватории. В Охотском море в декабре — феврале минтай населяет практически единый район: скопления вдоль западного побережья Камчатки над глубинами 300—700 метров продолжают над глубоководной частью у входа в залив Шелихова до 59° с.ш. и по присваловой части — над впадиной ТИНРО и к юго-западу от нее до 55°—56° с.ш. (Зверькова, 1988).

Плотные зимние скопления, четко пространственно дифференцированные от вышеуказанного, образуются в южной части моря с центром в Кунаширском проливе. В Японском море пространственная дифференциация половозрелых рыб также отчетливо проявляется в период, предшествующий нересту в юго-западной и северо-восточной частях его.

Охотское море к северу от 50° с.ш. является районом обитания североохотоморской популяции минтая. Североохотоморская популяция — это самовоспроизводящаяся внутривидовая группировка минтая, являющаяся единицей приспособления и эволюции и в прикладном аспекте — единицей управления. Район обитания популяции располагается в системе циклонического течения, образуемого потоком относительно теплых тихоокеанских вод — Западно-Камчатского течения, — значительно трансформированных к северу и северо-западу, и холодного Восточно-Сахалинского течения.

Методом моделирования (Зверькова, Аверкиев и др.; 1994) получено представление об уникальной экологической нише, в условиях которой происходит воспроизводство североохотоморской популяции. При существовании макросистемы Алеутский минимум — Сибирский максимум в Охотском море к северу от 50° с.ш. под влиянием господствующих ветров в весенний период, т.е. период нереста и расселения вида, формируется, по средненоголетним данным, обширный циклонический круговорот (рис. 1). Учитывая наличие в онтогенезе минтая длительной планктонной стадии, следует предположить, что условия среды в системе образующейся циклонической циркуляции являются благоприятными для воспроизводства вида, и его расселение происходит преимущественно в зоне ее действия.

При существовании показанных условий группировка минтая в процессе эволюции оказалась относительно изолированной, и это способствовало образованию особого, собственного ей генофонда. Условия среды достаточно благоприятны для жизнедеятельности вида: расселение его в период раннего онтогенеза существующей системой постоянных и сезонных течений ограничивается северной частью моря,

т.е. высокопродуктивными участками Мирового океана, обеспечивающими успешный рост и развитие молоди, питание взрослых особей. Эволюционное развитие вида и его адаптация в северной части Охотского моря привели к образованию значительной (второй после восточно-берингоморской) по количеству составляющих ее особей занимаемой площади, продуктивности — популяции минтая. Для воспроизводства столь крупной популяции особи, ее составляющие, осваивают в период нереста значительную акваторию Охотского моря — от западной Камчатки до северных, северо-западных его районов.

Анализ фенотипических признаков у сходных по длине тела особей, собранных в различных районах Охотского моря и тихоокеанского побережья Южных Курил в один и тот же нерестовый сезон, свидетельствует о значительной разнокачественности рыб. С помощью показателя D^2 — дивергенция Кульбака — обильную цифровую информацию о результатах измерения 20 признаков у 500 особей из 5 районов удалось свести к 10 числовым значениям матрицы и сравнить выборки по всему комплексу признаков (таблица 1).

Наибольшие различия существуют между минтаем из северных районов Охотского моря и Тихого океана (о. Итуруп). Рыбы этих районов различаются и по числу позвонков — на 1—1,5, и эта закономерность проявляется устойчиво у молодых и взрослых особей (Зверькова, Сафронова, 1986). Несомненно, североохотоморская популяция имеет внутреннюю структуру из внутривидовых групп. С точки зрения эволюционного развития, это наиболее эффективная структура, т. к. «если условия изменятся, то популяция, как целое с ее разнообразными и гибкими подгруппами, окажется в состоянии приспособиться к новой ситуации, избежав вымирания» (Ли, 1978).

Южную часть Охотского моря населяет группировка минтая, которую выделяем как южноохотоморскую (южнокурильскую) популяцию. Воспроизводство этой популяции приурочено к трансформированным водам течения Соя. Для данного района в зимний и весенний сезоны — январь-апрель — прослежен процесс нереста с весьма значительными концентрациями — до 100 тыс./м² — развивающейся в море икры (Miyake et al, 1993). В струях течения Соя расселение икры и личинок минтая происходит в Южно-Куриль-

ский пролив, вдоль охотоморского побережья островов Кунашир — Итуруп и в тихоокеанский район Итурупа.

Группировка минтая, обособленная расстоянием от южноохотоморской (южнокурильской), известна в заливе Вулканическом (южное побережье Хоккайдо). В указанном заливе нерест продолжается в течение января — марта, максимальное число икринок достигает 10 тыс. шт./м² (Simposium of Alaska pollack, 1972). Воспроизводство минтая происходит в ветви Цусимского течения, поступающего в Тихий океан через Сангарский пролив.

Восточную часть Японского моря у Сахалина и Хоккайдо населяет северояпонская популяция минтая. Район ее воспроизводства приурочен к трансформированным водам Цусимского течения (Зверькова, 1971). Расселение икры и личинок происходит как в районах, прилежащих к названным островам, так и в направлении основного потока течения на север, в Татарский пролив. Внутри популяции существуют внутривидовые группы зимнего нереста, населяющие воды Хоккайдо и Сахалина, и группы весеннего нереста, населяющие воды Татарского пролива у Сахалина.

Таким образом, в рассмотренной части ареала минтай образует ряд относительно изолированных между собой группировок (рис. 2).

Воспроизводство их с реализацией потенциальных возможностей нереста и расселения происходит в системах постоянных и сезонных течений, существующих в каждом из показанных районов и являющихся уникальной экологической нишей, в которой в процессе эволюции и формировалась общность особей вида. Крупная североохотоморская популяция сформировалась

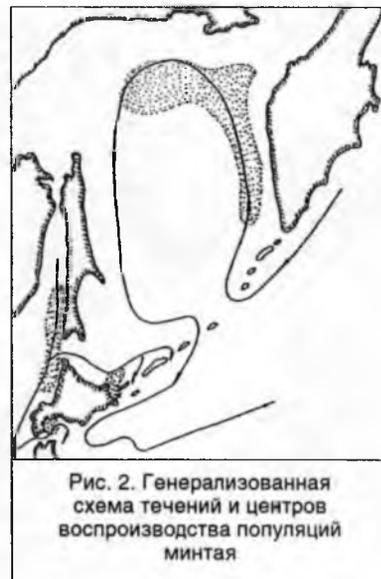


Таблица 1

Уровень различий (дивергенция Кульбака) минтая по комплексу морфометрических признаков

	Западное побережье Камчатки	Притауйский район (Охотское море)	Восточносахалинское побережье	Охотское море, залив Простор
1	2	3	4	5
Тихий океан, о. Итуруп	20,98	25,50	16,24	6,81
Охотское море, залив Простор	8,86	16,27	10,33	
Западное побережье Камчатки		8,82	5,74	
Притауйский район (Охотское море)			4,47	

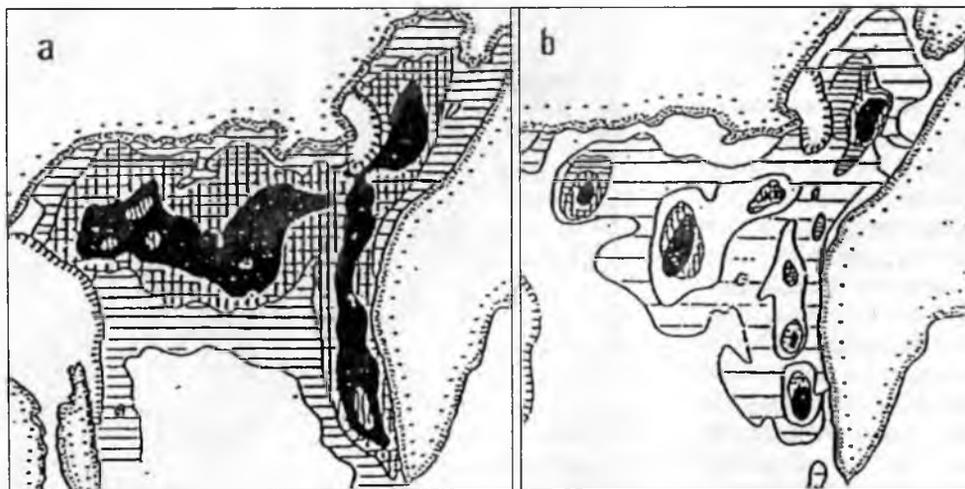


Рис. 3. Район воспроизводства североохотоморской популяции минтая (1984 г.):
а — распределение икры всех стадий развития и личинок;
б — распределение икры IV стадии развития

в наиболее благоприятных для вида условиях высокопродуктивной части Мирового океана, где под влиянием постоянных и сезонных течений образуется обширный, относительно замкнутый в период ее воспроизводства район. Наряду с центральной, североохотоморской, в прилегающих акваториях существуют заметно меньшие по численности популяции: южноохотоморская (южнокурильская), северояпономорская.

2. Функциональная структура ареала в связи с популяционным составом минтая

Крупномасштабные ихтиопланктонные съемки, выполненные в течение сезона нереста по всему Охотскому морю, позволили установить значение конкретных районов в воспроизводстве минтая (Зверькова, Пушников, 1980). Его пелагическая развивающаяся икра отмечается в апреле-мае, т.е. в период нереста, практически непрерывно по всему периметру моря над шельфом и присваловыми участками. Широкое пространственное распределение икры неоспоримо свидетельствует о разном ее течениями от мест нереста. Районы нереста установлены по наиболее плотным концентрациям икры начальных стадий развития и наличию нерестующих или готовых к нересту рыб. Результаты наших исследований показали, что основные места нереста минтая, где доля учтенной икры составляет 80—90% от общей, учтенной в Охотском море, находятся в восточной, северо-восточной его частях (Зверькова, Пушников, 1980). Эти выводы, полученные по съемкам в конце семидесятых годов, были подтверждены наблюдениями и в последующие годы (Шунтов и др., 1993).

В западной части моря, у северо-восточного побережья Сахалина, количество икры и плотность ее скоплений невелики (Зверькова и др., 1983). В юго-западной части Охотского моря в весенний период плотность скоплений икры также незначительна, некоторое увеличение ее количества

наблюдали в заливе Терпения и вблизи островов. Вместе с тем в южной части моря плотные скопления икры минтая бывают в зимний период — январь-март в Кунаширском проливе.

В восточной и северной частях моря, где развивается основная масса икры, отложенной в процессе нереста минтая, располагается район воспроизводства североохотоморской популяции.

По мере развития процесса нереста район воспроизводства популяции расширяется к северу, северо-западу. Так, в марте

район нереста занимает сравнительно небольшую площадь моря вдоль западного побережья Камчатки, и плотность икринок не превышает 500 шт./м² (Зверькова, 1969). Полностью завершается формирование района воспроизводства популяции в мае-июне, когда заканчивается и период нереста (рис. 3).

Детальное изучение пространственного распределения икры и личинок минтая североохотоморской популяции показало, что район ее воспроизводства включает обширную акваторию с крайними координатами от 51° до 59° с.ш. и 156°—143° в.д. Относительно низкие температуры воды, при которых происходит развитие икры и личинок в марте-мае, — от минус 1,5 до 2°С — сохраняют всю продукцию нереста на планктонной стадии, т.е. до начала активного движения молоди, а это, в свою очередь, позволяет получать по результатам ихтиопланктонной съемки полное представление о структуре района воспроизводства минтая.

Район воспроизводства популяции минтая имеет достаточно четкие границы, и основная масса икры-личинок развивается в шельфовой зоне. Существенное снижение плотности икры в западной части у побережья Сахалина, в открытых районах моря и к северным Курильским островам позволяет считать эти названные районы границами воспроизводства популяции. Внутренняя структура района воспроизводства минтая при довольно широком распределении разных стадий эмбрионального развития характеризуется наличием локальных участков с высокими концентрациями икры и личинок — свыше 10 тыс. шт./м². Суммарная площадь таких участков невелика, но в них бывает сконцентрировано до трети общего количества икры и личинок (Зверькова, 1987). При общей циклонической циркуляции вод, образующейся под влиянием атмосферных процессов в макросистеме Алеутский минимум — Сибирский максимум, границы этой циркуляции являются и своеобразными

«границами» района воспроизводства североохотоморской популяции минтая (см. рис. 1). Наличие высокоплотных концентраций икры и личинок свидетельствует о влиянии еще и локальных круговоротов, существующих внутри обширного района воспроизводства.

Несмотря на относительную обособленность района воспроизводства североохотоморской популяции, широкое распределение икры по акватории моря свидетельствует о возможности ее дрейфа. Направление и характер дрейфа как внутри района воспроизводства, так и за его пределы изучали методом моделирования при фактических межгодовых изменениях атмосферной циркуляции и связанной с ней циркуляцией течений в поверхностных слоях воды (Зверькова, Аверкиев и др., 1994). При всех особенностях межгодовой циркуляции вод, наблюдаемых по фактическим данным о циркуляции в атмосфере в восьмидесятых годах, основная масса икры и личинок концентрируется в границах района воспроизводства популяции. Однако направление дрейфа может заметно меняться по годам. Так, в 1985 г., как установлено на модели, был возможен преимущественный дрейф икры и личинок из северных участков Охотского моря к западной Камчатке — «восточный дрейф» (рис. 4). Независимые от наших фактические учетные работы, выполненные в осенний период, показали, что основная масса сеголеток в 1985 году концентрировалась также в восточной части моря, тогда как в западной они почти не ловились (Шунтов и др., 1993). В 1986 г., как это установлено при моделировании, существовал «западный» дрейф икры и личинок (Зверькова и др., 1994). По данным В.П.Шунтова (1993), в 1986 г. значительное количество сеголеток, в отличие от предыдущего года, отмечено наряду с восточной в западной и северо-западной частях моря.

Кроме того, в том же 1985 году, когда существовал заметный «восточный дрейф» икры и личинок из северных районов моря к побережью западной Камчатки, часть икры и личинок дрейфовала за пределы района воспроизводства — от побережья Камчатки к юго-западу, Курильским островам. В 1987 году при сложившейся системе поверхностных течений в весенний период часть икры и личинок из северных районов Охотского моря могла дрейфовать вдоль северо-восточного побережья Сахалина в юго-западную часть Охотского моря.

Молодь минтая, т.е. особи с длиной тела до 30 см, имеют широкое распространение в Охотском море (Зверькова, Сафронова, 1986). Однако наиболее крупные концентрации молодых рыб североохотоморской популяции населяют североохотоморский и западнокамчатский шельф. Для североохотоморской популяции известно несколько довольно постоянных районов нагула взрослых рыб: запад-

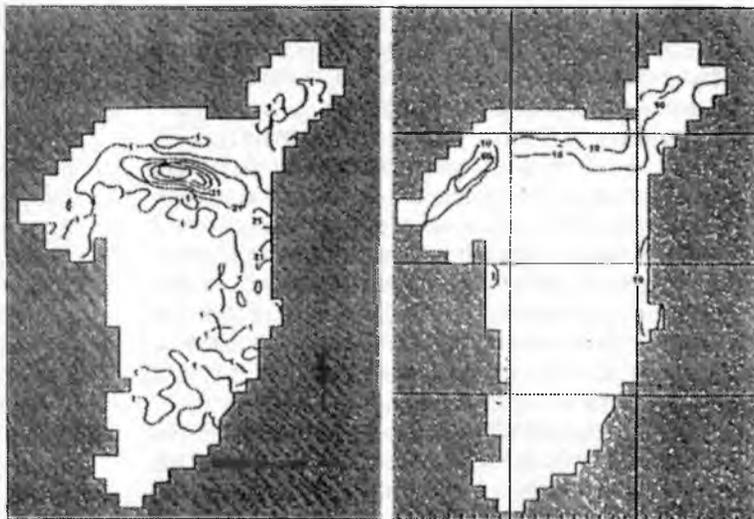


Рис. 4. Результаты моделирования распределения икры-личинок минтая: а — состояние к июню 1985 г.; б — состояние к июлю 1986 г.

нокамчатский, притауйский, охотско-аянский, восточносахалинский, залив Шелихова, банка Кашеварова (Зверькова, 1987; 1988). При этом в восточной части Охотского моря в летний период нагуливается до 55% общей биомассы рыб (Темных, 1990).

По результатам мечения неоднократно прослежены миграции минтая после летнего откорма в западной и северо-западной частях моря — в восточную, к побережью западной Камчатки (Зверькова, 1981; Пушкинов, 1987; Tsuji, 1989). Вместе с тем районы нагула включают и юго-западную часть Охотского моря. Так, 6 помеченных в юго-западной части моря особей в 1971, 1973, 1975 гг. были выловлены у западной Камчатки, преимущественно в период нереста (Tsuji, 1989).

Осенью, после завершения периода нагула, происходит широкомасштабное перераспределение минтая, что установлено по результатам промысла этой рыбы. Мигрируя преимущественно к северу, рыба оставляет районы летнего откорма у восточного побережья Сахалина, из северо-западного района Охотского моря скопления смещаются к востоку, юго-востоку. Осенью в присваловой и над зоной свала в северной части моря образуется обширный район обитания минтая, где на этих скоплениях работает и промысловый флот.

Процесс сезонного перераспределения рыб завершается с наступлением зимнего периода. В декабре-январе минтай концентрируется в восточной части моря вдоль побережья западной Камчатки — на север до 59° с.ш. по присваловой зоне скопления продолжают над впадиной ТИНРО и к юго-западу от нее до 55°—56° с.ш. и 148° в.д. (Зверькова, 1988). В этот период рыба населяет слой промежуточной водной массы над глубинами 300—700 м при температуре 0,2—2,6°С, солёности 33,5—34‰.

Центр воспроизводства южноохотоморской (южнокурильской) популяции минтая располагается в Кунаширском проливе, где образуют-

ся плотные концентрации производителей и обнаружены наиболее значительные скопления развивающейся икры. Количество икринок на станции в период массового нереста может достигать 74—100 тыс. шт./м² (Yoshida, 1989; Miyake et al, 1993). Нерест минтая здесь происходит с января по апрель с максимумом в феврале-марте. Из-за тяжелой ледовой обстановки, складывающейся в юго-западной части Охотского моря в зимний период, невозможности выполнения экспедиционных работ и отсутствия промысла нет достоверных данных о протяженности района нереста минтая на север, т.е. к северу от Кунаширского пролива. В принципе вероятность нереста рыб в районе, примыкающем с севера к проливу, достаточно высока, т.к. он подвержен влиянию течения Соя, в зоне действия которого происходит нерест минтая в Кунаширском проливе.

В весенний период — апреле-мае — плотных концентраций икры или личинок минтая в Кунаширском проливе не обнаружено. На акватории, примыкающей к нему у охотоморского побережья Хоккайдо и вблизи островов Южных Курил, количество икринок составляло 500—1000 шт./м². (Зверькова, Пушкинов, 1980). Вдоль охотоморского побережья Южных Курил скопления икры — до 1000 шт./м² — имеются у о. Итуруп в заливе Простор. Здесь же в первой декаде мая уловы минтая состояли из рыб, завершающих нерест. Максимальное количество икры минтая в южно-курильском тихоокеанском районе отмечается в апреле-мае, но плотность ее обычно не превышает 500 шт./м². В январе-марте скоплений икры минтая в этом районе практически нет, отмечаются лишь единичные попадания. К северу от Кунаширского пролива уловы икры в весенний период обычно составляют 50—100 шт., максимальные — до 2000 шт./м² — отмечали в заливе Терпения в отдельные годы (Зверькова, Пушкинов, 1980; Зверькова, Тарасюк, Великанов, 1983). При этом икра, как правило, бывает на ранних стадиях развития — I—II, а производители завершают нерест — VI, V—VI, VI—II стадии зрелости гонад. Личинки минтая в апреле отлавливаются к северу, северо-востоку от Кунаширского пролива — 44°50'—45°50' с.ш. 145°30'—147°40' в.д. (Зверькова, Пушкинов, 1980). Количество их достигало 20 шт./лов, а длина тела составляла 7,0—18,5 мм. Таким образом, при общем достаточно широком, особенно в весенний период, распределении икры в районе воспроизводства южноохотоморской (южнокурильской) популяции наиболее плотные ее скопления отмечаются в Кунаширском проливе. Количество ее здесь после массового нереста составляет $5,8 \times 10^{13}$ штук (Miyake et al, 1993), тогда как, например, с тихоокеанской стороны Южных Курил на два порядка меньше — 5×10^{11} (Смирнов, 1987). Вместе с тем существенное увеличение плотности концентраций икры в Кунаширском проливе в период

массового нереста в 1985 г. — до 100 тыс. шт./м² — отразилось и на заметном увеличении ее плотности в районе Южных Курил. Общее количество учетной икры достигло здесь $34,6 \times 10^{11}$ штук (Смирнов, 1987), т.е. на порядок выше, чем в предыдущие годы. Концентрации сеголеток обнаружены в Кунаширском проливе и особенно плотные — у охотоморского побережья островов — в заливе Простор, до 20 тыс. шт. на лов (Шунтов и др., 1993).

Основной район роста молоди южноохотоморской популяции минтая 1+, 2+, 3+ лет располагается в тихоокеанских водах острова Итуруп (Зверькова, 1974). Вместе с тем рыбы такого возраста обычны в районе, примыкающем к Кунаширскому проливу с севера и запада — у охотоморского побережья Хоккайдо (Зверькова, Швецова, 1971). Взрослый минтай нагуливается с охотоморской стороны Южных Курил и к северу — до залива Терпения, северо-восточного побережья Сахалина. «Северные» миграции минтая для нагула и обратно, к югу, после откорма прослежены по результатам мечения (Yosnida, 1979; Tsuji, 1989).

В водах тихоокеанского побережья Хоккайдо район воспроизводства минтая располагается в Вулканическом заливе. По данным S. Tsuji (1989), объектом промысла в этом районе являются взрослые рыбы в период с октября по март, когда образуют пред- и нерестовые скопления. Соответственно направлению основного потока ветви Цусимского течения, можно предположить, что наряду с развитием в Вулканическом заливе часть икры и личинок может дрейфовать на северо-восток к м. Эримо и к югу, северному побережью Хонсю. По данным японских ученых (Tsuji, 1989), икра минтая встречается в окрестностях м. Эримо, но это результат ее дрейфа. Много икры и молоди минтая отмечают в районе Тохоку (северное Хонсю), но взрослых особей и нереста здесь нет. В период нагула минтай населяет районы океана, прилежащие к Хоккайдо и Курильским островам, мигрирует и в юго-западную часть Охотского моря (Yoshida, 1979).

Район воспроизводства северояпономорской популяции минтая располагается в восточной части Японского моря и Татарском проливе у Хоккайдо и Сахалина от 43°30' с.ш. до 50° с.ш. Гидрологический режим района находится под воздействием трансформированных вод Цусимского течения. При значительной вытянутости района воспроизводства минтая с юга на север здесь продолжителен и период нереста — с ноября по май включительно (Зверькова, 1971; 1977). Для северояпономорской популяции достаточно отчетливо, в связи с общей продолжительностью, выделяются периоды зимнего и весеннего нереста. Основной район зимнего нереста располагается от залива Исикари (43°30' с.ш.) до юго-западного Сахалина — 47°40' с.ш. Весенний нерест характерен для побережья Сахалина и отмечается в марте-мае к северу от 48° с.ш.

По нашим наблюдениям, в январе количество отнерестившихся рыб составляет 3,5% у юго-западного Сахалина и до 7% — у Хоккайдо. Икра минтая в конце февраля — первой декаде марта отмечается по всему району воспроизводства минтая — у Хоккайдо и Сахалина — на север до 47°40' с.ш. Максимальное количество икринок составляет 2 тыс. шт./м² (Зверькова, 1971). В апреле основные концентрации икры отмечаются у Сахалина, в более северных, чем зимой, районах (Зверькова, 1977). Плотность икры составляет до 1000—2000 шт./м² (Зверькова, 1977). В феврале у Хоккайдо появляются личинки минтая. Их количество достигает 36 шт./лов, а длина — 5,5—10,0 мм. Период массового выклева личинок наступает в марте-мае. Направление основного потока Цусимского течения от Хоккайдо к Сахалину, т.е. на север, а также тот факт, что большее количество икры обнаружено в период учетных работ у Сахалина, дает основания считать, что дрейф икры и личинок происходит преимущественно к северу. Вместе с тем с ветвью течения, направленного в Охотское море, часть икры и личинок может дрейфовать через пролив Лаперуза в Охотское море.

Районы роста и развития молоди минтая находятся в основном в Татарском проливе, также у Хоккайдо. В нагульный период взрослые рыбы населяют воды Татарского пролива как у Сахалина, так и материка, мигрируют в открытые районы Японского моря. Установлены миграции этого минтая в юго-западную часть Охотского моря. По окончании периода откорма рыба концентрируется в присваловой зоне Японского моря у северо-западного побережья Хоккайдо и у Сахалина (Зверькова, 1971).

Таким образом, при широком распространении пелагической развивающейся икры минтая в период нереста, взрослых рыб во время нагула, районов обитания молодых особей можно отметить, что в рассматриваемой части ареала вида существует достаточно четкая система, отражающая характер позитивных связей внутри вида.

В Охотском море к северу от 50° с.ш. на пространной акватории осуществляется воспроизводство североохотоморской популяции минтая. Воспроизводство происходит в обширном циклоническом круговороте, образуемом постоянными течениями в море и усиленным сезонными циркуляциями в поверхностных слоях за счет атмосферных процессов в макросистеме Алеутский минимум — Сибирский максимум. Воспроизводство популяции осуществляется в относительно замкнутой системе течений в высокопродуктивном районе Мирового океана, что обеспечивает благоприятные условия для жизнедеятельности и существования одной из наиболее крупных популяций вида. Под влиянием межгодовых изменений атмосферных процессов и изменяющейся в свя-

зи с этим циркуляции в море внутри района воспроизводства происходит дрейф икры и личинок преимущественно в восточном или западном направлениях. Достаточно вероятен и дрейф минтая в период раннего онтогенеза за пределы района воспроизводства популяции, и, очевидно, таким способом, в том числе, происходит обмен генами между популяциями. При этом, в соответствии с направлением дрейфа, приток особей охотоморской популяции наиболее вероятен в южную часть Охотского моря — в южноохотоморскую (южнокурильскую) популяцию.

Что касается окраинных популяций, то каждая из них занимает значительно меньший по площади, чем у североохотоморской, район воспроизводства, существующий в системе трансформированных вод Цусимского течения и его ветвей. Так, район воспроизводства южноохотоморской (южнокурильской) популяции занимает акваторию Кунаширского пролива, охотоморский и тихоокеанские участки — у южных Курильских островов. Здесь влияние господствующего течения Соя обеспечивает дрейф икры и личинок преимущественно вдоль охотоморского побережья южных Курильских островов. Рост и развитие рыб в возрасте 1+ — 3+ лет в основном происходит в тихоокеанском районе Южных Курил. Можно предполагать, что приток особей минтая южноохотоморской (южнокурильской) популяции на этапе раннего онтогенеза может происходить в системе существующих течений — Соя, Ойя-сио — в популяцию Вулканического залива. Вместе с тем маловероятен по указанной причине обратный процесс, т.е. дрейф из популяции Вулканического залива в южноохотоморскую.

Размах нагульных миграций особей каждой популяции не меньше, чем расстояние между крайними границами района воспроизводства. Для особей североохотоморской популяции протяженность нагульных миграций составляет до 2 тыс. миль у наиболее активных особей. Это подтверждается и результатами мечения. Размах миграций более южных популяций составляет не более 1000 миль.

3. Биологические особенности минтая

Характер, условия нереста. Автором впервые выполнены гистологические исследования яичников минтая, что позволило установить характер нереста на основе микроскопического анализа (Зверькова, 1977; 1980). В яичниках минтая на различных этапах жизненного цикла имеются 3 группы ооцитов: прото-, трофоплазматического роста и периода созревания. Ооциты только периода протоплазматического роста характерны для неполовозрелых рыб. Период трофоплазматического роста клеток наступает при достижении половой зрелости, т.е. в интервале длины тела 33—40 см. При этом ооци-

ты проходят последовательные фазы развития: вакуолизации цитоплазмы и первоначального накопления желтка — фаза Д; наполненного желтком ооцита — фаза Е, фаза зрелого ооцита — F — завершает период развития половых клеток.

Процессы, протекающие в ооците при переходе в последнюю фазу развития — созревание — сопровождаются у минтая гомогенизацией желтка, клетка становится прозрачной, объем и масса ее заметно увеличиваются в сравнении с предыдущей фазой Е. При этом возрастает и масса яичника, составляющая максимально 31,4% (табл. 2).

Гистологический анализ яичников свидетельствует, что для минтая характерно четкое обособление ооцитов периода трофоплазматического роста от резервных клеток, т.е. свойствен синхронный тип их роста в отличие от асинхронного у типично порционно-нерестующих рыб. Так, у самок с IV стадией зрелости яичников имеются лишь клетки фазы Е, обособленные от клеток периода протоплазматического роста. Гистологический анализ показал, что переход яичников к последней фазе развития осуществляется не одновременно. Очевидно, что икрометание также происходит не одновременно, а несколько раз, и созревающие ооциты фазы F свободно вытекают из яичника. Таким образом, для минтая характерен синхронный тип развития ооцитов и многозависимый в течение нерестового сезона нерест каждой особи. В эксперименте Сакураи (1993) наблюдал, что нерест самки может длиться около месяца.

Сравнительно длительный нерест каждой особи и разновременность созревания рыб обуславливают продолжительный период нереста в популяции. Так, в северной части Японского моря нерест происходит в январе-мае, в южной части Охотского моря — январе-апреле, в северной части Охотского моря — в марте-июне (Зверько-

ва, 1980), в заливе Вулканическом — в декабре-марте (Nakatani, Maeda, 1993).

Являясь умеренно-холодноводным видом, минтай в границах огромного ареала размножается в пределах довольно узкого интервала температур — от 0,5 до 4,0°C. При этом нерест, как в южной части ареала — Корейском заливе, так и северной — Беринговом море, происходит при близких значениях температуры воды (Зверькова, 1980). В период размножения минтай населяет преимущественно районы моря, подверженные влиянию относительно теплых тихоокеанских вод. Характер влияния вод теплого течения на распределение, плотность скоплений минтая в период нереста убедительно показаны на примере северной части Японского моря (Зверькова, 1971). Так, в годы интенсивного поступления Цусимского течения в северную часть Японского моря скопления нерестового минтая отмечаются в зимний период значительно севернее — до 48° с.ш. В смежные годы с ослабленным подтоком теплых вод скопления минтая могут отсутствовать у берегов Сахалина в зимние месяцы, концентрируясь южнее, у берегов Хоккайдо. Непосредственно в тихоокеанском районе, например, в Вулканическом заливе, нерест минтая происходит в период, когда температура воды опускается до оптимальных значений, — в декабре-марте. Развитие икры, протекающее на большей части ареала вида в поверхностных слоях вод, происходит в более широком диапазоне температур — от минус 2,0°C на севере в Охотском море до 7—10°C на юге у берегов Хоккайдо. Естественно, что продолжительность развития икры в этих условиях существенно различается. По Накатани-Маэда (1993), 50% выклев икры при 0°C составляет 32 суток, при 1°C — 27 суток.

В границах района обитания одной и той же популяции время выклева личинок может за-

Таблица 2

Состояние яичников и характеристика ооцитов минтая

Длина рыбы, см	Масса яичника, г	Гонадосоматический индекс, %	Стадия зрелости яичника	Характеристика клеток			
				Фаза Е		Фаза F	
				объем, мм ³	масса, мг	объем, мм ³	масса, мг
51,0	135,0	14,8	IV—VI	0,37	0,30	-	-
45,5	150,0	23,0	IV—V	0,49	0,48	1,59	1,55
42,0	110,0	18,5	IV—V	0,44	0,30	1,05	0,90
43,0	85,0	17,3	IV—V	0,49	0,39	2,53	1,46
49,0	160,0	21,7	IV—V	0,49	0,60	2,36	1,50
43,0	111,0	20,2	IV—V	0,45	0,35	2,39	1,67
51,0	150,0	18,3	IV—V	0,46	0,35	1,35	0,85
47,0	105,0	14,0	IV—VI	0,46	0,35	2,45	1,50
45,0	125,0	18,4	IV—V	0,36	0,45	1,39	1,10
43,5	280,0	31,4	IV—V—VI	0,42	0,42	2,53	1,60
42,0	70,0	14,5	IV—V	0,41	0,30	1,88	1,25

метно различаться. Так, по нашим наблюдениям, в северной части Японского моря, в заливе Исикари, в местах скопления икры температура воды в поверхностном слое в прибрежных районах в струе Цусимского течения в конце февраля составляла 4—6°C, мористее, где также отмечена икра минтая, температура была существенно ниже — 0,6°C. На севере, у юго-западного Сахалина, основная масса икры также отмечена в прибрежных районах при температуре 0—2°C, вместе с тем мористее, где развивалась икра, температура составляла до 5°C (Зверькова, 1971). Заметно различаются условия эмбриогенеза минтая в течение периода нереста. В Охотском море, в местах нереста минтая североохотоморской популяции, температура воды в поверхностных слоях в марте составляет минус 1,5—0,5°C, в апреле — минус 2,0—0,5°C, в мае — 0,5—3,0°C (Зверькова, 1969; Зверькова, 1987). Значительный диапазон температуры развития минтая в границах популяции на этапе раннего онтогенеза несомненно способствует формированию достаточно разнообразных фенотипических признаков, как реакция на условия среды. Многообразие составляющих каждую популяцию особей формируется, таким образом, в период эмбрионального развития, протекающего даже в одной популяции в заметно различающихся условиях среды как в пространстве, занимаемом ею, так и во времени, в течение которого происходит нерест. Несомненно, и высокая экологическая пластичность вида выработалась в конкретных популяциях, в условиях их воспроизводства и существования.

Сроки размножения, эмбрионального развития и раннего онтогенеза минтая сопряжены с особенностями океанологического режима в районах его обитания. Это и есть один из элементов уникальной экологической ниши, в условиях которой популяция формировалась в процессе эволюции и к которой приспособлена. Известно, что циклы развития морских животных, имеющих планктонную стадию в развитии, совпадают во времени с появлением на свет и основных объектов питания. Такая связь установлена и для минтая, потребляющего на стадии личинки фитопланктон, яйца и науплии копепад. Так, в северной части Японского моря время массового выклева личинок минтая у западного Сахалина совпадает с периодом развития фитопланктона (в апреле) и временем появления наибольшего количества яиц и науплиев копепад (в мае) (Зверькова, 1977). Подобные связи установлены позже и для других районов воспроизводства минтая (Nishiyama et al, 1986; Nakatani, 1988). Несомненно, уровень сопряженности, особенно ранних этапов онтогенеза минтая и условий среды, является одной из предпосылок исходной численности популяции и ее межгодовых флуктуаций.

Плодовитость. Количество икринок, откладываемых рыбой, представляет начальную точ-

ку динамики поколения. Минтай относится к видам со средней плодовитостью. В пределах видового ареала плодовитость наиболее значимых в воспроизводстве популяций поколений 4—7 полных лет составляет 90—300 тыс. икринок. Плодовитость популяций в границах ареала заметно различается. Так, в рассматриваемой нами части ареала наиболее высокая плодовитость характеризует рыб южноохотоморской (южнокурильской) популяции. У особей с массой тела 400—450 г она составляет 180—320 тыс. штук. Для сходных значений массы тела плодовитость минтая северояпономорской популяции — 146—168 тыс. штук и для североохотоморской — 97—150 тыс. штук икринок. Сопоставляя значения плодовитости и естественной смертности, можно убедиться, что эти характеристики популяций изменяются с определенной закономерностью. Так, у рыб южноохотоморской (южнокурильской) популяции естественная смертность 2—7-годовиков составляет 0,61—0,30, северояпономорской — 0,45—0,29, североохотоморской — 0,34—0,23. Т.е. наибольшие значения плодовитости характерны для популяций с большей естественной смертностью, и напротив — меньшему уровню естественной смертности популяции соответствуют и меньшие значения плодовитости. Сопряженность изменений этих характеристик популяции характеризуют условия ее существования, и очевидно, что для североохотоморской они являются более благоприятными.

Вместе с тем для минтая, как и других рыб, установлены межгодовые изменения плодовитости, возникающие внутри популяции.

Исследования, выполненные на северояпономорской популяции, свидетельствуют о заметных изменениях плодовитости у рыб различных по численности поколений (Зверькова, 1977). При этом увеличение плодовитости происходит у малочисленных поколений, и напротив, у поколений более высокой численности плодовитость меньше (табл. 3). Так, плодовитость 6 и 7-годовиков в рассматриваемом ряду у самого малочисленного и наиболее многочисленного поколений составила соответственно 214 и 147, 310 и 227 тыс. икринок. Межгодовые изменения плодовитости минтая в зависимости от урожайности поколений — это внутрипопуляционные механизмы саморегулирования численности, т.е. способность противостоять влиянию внешних факторов, изменяя численность путем изменения количества икры и плодовитости особей.

Рост. Возраст минтая определяют как по чешуе, так и по отолитам. Для рыб младшего и среднего возраста тот и другой способ дает достаточно уверенное определение числа годовых колец, и результаты, полученные по чешуе и отолитам, сравнимы между собой. Однако у старых рыб определение возраста становится затруднительным, и при использовании даже одной и той же регистрирующей структуры, но обработанной по разному (целый отолит или разлом, прокалывание), могут получать-

ся несравнимые результаты (McFarlane, Beamish, Zverkova, 1996). Ревизия существующих методов определения возраста и роста рыб привела канадских исследователей к мнению о значительно большей продолжительности жизни, чем это представлялось ранее. Так, по их данным, продолжительность жизни минтая может достигать порядка 30 лет. Данные о продолжительности жизни весьма важны для понимания особенностей динамики численности вида, т.к. в зависимости от этого изменяется коэффициент естественной смертности, а с учетом названного параметра популяции — способ управления запасом.

В эксперименте установлено, что выклюнувшиеся личинки минтая имеют длину 3,5—4,3 мм, через 15 дней длина их тела составляет 5,6—6,5 мм. Известно, что длина и масса тела рыб испытывает межгодовые колебания в связи с условиями обитания и численностью поколений. Анализ линейного и массового роста минтая для рыб сходных поколений, т.е. одного года рождения, свидетельствует, что наиболее интенсивный рост на первом году жизни характерен для рыб, рост которых происходит у тихоокеанского побережья Южных Курил, т.е. принадлежащих южноохотоморской (южнокурильской) популяции.

Так, годовики минтая в апреле в этом районе имели среднюю длину тела 145 мм, массу — 17,5 г, тогда как в Охотском море соответственно 119 мм и 10 г (Зверькова, Сафронова, 1986). Вместе с тем длительный нерест, свойственный минтаю, время выклева находят отражение в разнокачественности рыб по длине и массе тела. При этом у особей южноохотоморской (южнокурильской) популяции колебания длины тела годовиков составляли 130—160 мм, массы 10—25 г, для мин-

тая североохотоморской популяции соответственно 90—140 мм и 5—15 г (Зверькова, Сафронова, 1986). Более интенсивный линейный рост и увеличение массы тела минтая южноохотоморской (южнокурильской) популяции характерны и в последующие годы жизни, что обусловлено особенностями энергетического баланса вида в этом районе. Так, на первом и втором годах жизни южноохотоморский минтай отличается наиболее высоким приростом массы тела и коэффициентом использования усвоенной пищи на рост (Зверькова, Сафронова, 1986).

Популяционный линейный рост достаточно полно отражает закономерности роста минтая в различных районах его обитания (табл. 4).

Модели роста популяций минтая позволяют получить ряд важнейших параметров, дополнительно проясняющих продукционные и особенности динамики численности вида в различных частях ареала. Так, с использованием показанных в таблице 4 моделей роста по методике Чена и Ватанабэ (1989) определили, что возраст завершения репродуктивного периода минтая североохотоморской популяции составляет 13,5 лет, североохотоморской — 14,1 года, южноохотоморской — 11,6 года. Экологическая продолжительность жизни, т.е. обычный возраст старых особей, в северной части Японского моря составляет 19 лет при длине 61 см, в Охотском море — 22 года при длине 69 см и в южной части Охотского моря — 15 лет при длине 61 см. Очевидно, что продолжительность жизни вида, учитывая, что, к примеру, в Охотском море отмечены особи минтая до 90 см, может составлять свыше 30 лет, что согласуется и с последними фактическими оценками возраста (McFarlane, Beamish, Zverkova, 1996).

Таблица 3

Динамика плодовитости минтая различных по численности поколений (североохономорская популяция, числитель — плодовитость, тыс. штук, знаменатель — длина тела, см)

Год рождения	Возраст					Относит. численность
	4	5	6	7	8	
1961	- 36,5	- 40,2	<u>214.0</u> 43,1	<u>310.0</u> 47,2	-	6,1
1962	- 34,7	<u>107.2</u> 39,2	<u>150.0</u> 42,9	<u>196.0</u> 46,1	-	11,4
1963	- 35,7	<u>102.0</u> 38,9	<u>147.0</u> 42,7	<u>227.0</u> 48,0	<u>250.0</u> 49,3	21,9
1964	<u>80.0</u> 36,0	<u>106.0</u> 40,6	<u>151.0</u> 44,5	<u>256.0</u> 47,3	-	9,5
1965	<u>134.0</u> 36,6	<u>222.0</u> 41,6	<u>240.0</u> 44,6	<u>294.0</u> 48,3	-	8,0
1966	<u>158.0</u> 37,8	<u>216.0</u> 41,6	<u>234.0</u> 45,3	-	-	6,7
1967	<u>170.0</u> 36,1	<u>186.0</u> 42,7	<u>193.5</u> 45,2	-	-	6,6
Среднее	<u>95.0</u> 35,8	<u>143.8</u> 40,1	<u>204.3</u> 44,3	<u>263.0</u> 47,5	<u>323.8</u> 50,1	9,96

Свойственные минтаю, как и другим рыбам, межгодовые изменения длины тела одновозрастных групп мы связываем с изменениями численности поколений. В малочисленных поколениях рост рыб более интенсивный, чем в поколениях высокой урожайности (см. табл. 2). Аналогичные наблюдения имеются по охотоморскому минтаю (Качина, Сергеева, 1981).

Соотношение полов. Соотношение полов в популяции — это видовое свойство, но и оно может приспособительно меняться в связи с изменениями условий жизни. Наши наблюдения позволили установить, что в естественном состоянии в североохотоморской популяции минтая в период нереста доминируют самцы (Зверькова, 1969). Это обусловлено особенностями нереста, при которых самцы оплодотворяют несколько самок, оставаясь дольше на нерестилищах.

Кроме того, пополнение популяции происходит прежде всего самцами, которые созревают раньше и раньше в онтогенезе принимают участие в нересте. У рыб старшего возраста заметно увеличивается доля самок: среди особей с длиной тела более 60 см во всех известных районах обитания минтая, как правило, доминируют самки. Вместе с тем на примере североохотоморской популяции минтая показаны межгодовые изменения в соотношении полов в период нереста. Так, в 1971—1972 гг. в районе основного промысла североохотоморской популяции минтая — у западного побережья Камчатки заметно снизилась доля самцов в сравнении с периодом шестидесятых годов — начальной эксплуатацией запаса. Причиной подобных изменений структуры популяции на нерестилищах может быть промысел, интенсивность которого возросла в несколько раз, и пресс его распределяется прежде всего на самцов, созревающих в онтогенезе раньше самок, и в первую очередь являющихся объектом промысла. Кроме того, изменения половой структуры у минтая могут отмечаться при вступлении в промысел малоурожайных поколений. В этом случае доля самцов во вновь вступающих в промысловую часть популяции поколениях будет ниже, естественно, меньше их доля будет и на нерестилищах.

Естественная смертность. Смертность развивающейся икры минтая при температуре 0—7°C, по-видимому, невелика, и выклев личинок достигает 86—98%. Значительно более низкий уровень

выклева при минус 1°C (0—31%) при высоком количестве особей с отклонениями в развитии (Nakatani, Maeda, 1993).

По данным Хамаи с соавторами (1974), уровень смертности икры в процессе развития не высок при 2°C, несколько выше при 6°C и существенно выше при 10°C. Смертность минтая резко увеличивается на этапе рассасывания желточного мешка и переходе на внешнее питание. Через 60 суток развития икры и личинок при 2°C выживает не более 5% от общего числа отложенных икринок (Hamai et al, 1974). По данным этих же авторов, количество выживших личинок при 6°C заметно меньше, чем при 2°C, т.е. уровень выживания минтая выше при более низких положительных температурах.

С учетом имеющихся данных есть основания считать, что смертность икры минтая североохотоморской популяции, отложенной в феврале и марте, когда температура воды на поверхности моря повсеместно отрицательная — до минус 1,5°C (Зверькова, 1969), больше, чем в последующие месяцы. В западной части Охотского моря, у побережья восточного Сахалина, уровень смертности икры минтая в процессе развития выше, чем на основных нерестилищах у западного побережья Камчатки и северных участках моря. Так, у восточного побережья Сахалина даже в мае температура воды на поверхности отрицательная — до -1,7°C (Зверькова, Пушкинов, 1980). При этом основная масса икры — до 99% — имеет первую стадию развития. Икра II и III, IV стадий составляет доли процента.

В районе обитания северояпономорской популяции больше икры гибнет в процессе развития в южной части, у побережья Хоккайдо, где температура воды на поверхности в феврале достигает 7°C.

В более северном районе, у западного Сахалина, температура воды колеблется в пределах 0—4°C (Зверькова, 1971), и, следовательно, условия развития икры более благоприятны.

В Кунаширском проливе, по расчетным данным Сано с соавторами (1993), ежедневная естественная убыль икры минтая составляет 0,19. Однако, учитывая, что температура воды в период развития икры минтая находится в пределах оптимума — -0,18 — +1,6°C, считаем, что оценка смертности скорее всего завышена и отража-

Таблица 4

Линейный рост минтая

Район	Уравнение роста	Длина рыб в возрасте				
		3	4	5	6	7
Северная часть Японского моря	$Z=62,4[1-e^{-0,19(t+0,4)}]$	29,6	35,4	40,1	43,9	47,1
Охотское море	$Z=72,9[1-e^{-0,1275(t+1,1443)}]$	29,9	35,1	39,6	43,6	47,0
Тихий океан (Юж. Курилы)	$Z=62[1-e^{-0,282(t+0,293)}]$	33,2	40,2	45,6	49,6	52,7

ет в большей степени факт дрейфа икры за пределы района нереста.

Смертность минтая в течение первого года жизни, особенно на этапе эмбрионального и начального постэмбрионального развития, наиболее высока, а количество выживших, с учетом вышеприведенных экспериментальных данных, составляет, по-видимому, сотые доли процента. Оценки естественной смертности минтая в последующие годы жизни, как и у других морских рыб, могут быть получены только расчетным путем. Естественная смертность молодых и взрослых особей включает все причины, кроме промысла, от которых в течение жизни происходит убыль — болезни, выедание хищниками, каннибализм, паразиты и т.д. Доля рыб, погибающих от естественных причин, является видовым свойством и одним из надежных показателей типа динамики стада. Достигая максимальных значений в период эмбрионального и начального постэмбрионального периода, она относительно стабилизируется у взрослых рыб и в течение активного репродуктивного периода жизни изменяется мало.

Для минтая естественная смертность особей основных промысловых групп, по нашим оценкам, составляет 25—33% (Зверькова, 1981; 1982). Сравнительные оценки мгновенной естественной смертности минтая для различных популяций показаны в таблице 5. Эти оценки получены по методу Чена и Ватанабэ (1989) в соответствии с закономерностями роста рыб каждой популяции. Принимая во внимание, что полученные по модели роста значения длины в каждом возрасте соответствуют наблюдаемым, есть основания считать, что и расчетные значения смертности по этому методу также близки к реальным.

При существующих закономерностях роста и продолжительности жизни минтая период стабильной и минимальной естественной смертности приходится на рыб, составляющих основу репродуктивного потенциала — 4—7 лет. Значительное увеличение смертности наступает на этапе завершения репродуктивного периода и этапе старения, для минтая, это, очевидно, после 10 лет.

Среди рассматриваемых популяций североохотоморская отличается сравнительно низкими значениями естественной смертности, что согласуется с оценкой более благоприятных условий среды для жизнедеятельности вида в этой части ареала. С другой стороны, для южноохотоморс-

кой и северояпономорской популяций характерен более высокий уровень естественной смертности.

В достаточно концентрированном виде влияние естественных факторов среды на популяции минтая, являющиеся составными элементами экосистем, и влияние внутривидовых факторов отражают зависимость между численностью производителей и потомства. Исследование в этом направлении показали, что численность минтая в большей мере зависит от условий внешней среды (Зверькова, 1979; 1981). Вместе с тем внутривидовые факторы, связанные с плотностью, конкуренцией за пищу, имеют заметно меньшее значение, хотя, естественно, они существуют, и их проявление, в частности, показано по изменению некоторых биологических показателей. В то же время фактор плотности в популяциях минтая в немалой степени нейтрализуется свойственными виду растянутым нерестом и развитой способностью к расселению. При этом в процессе нерестового периода постепенно осваиваются нерестующими особями и (или) дрейфующими икрой-личинками весь район воспроизводства популяции. Так, в североохотоморской популяции нерест, начинающийся у побережья Камчатки, затем распространяется в более северные районы и ко времени завершения занимает обширную площадь до районов, прилежащих к Сахалину. Аналогична ситуация в северной части Японского моря — нерест постепенно захватывает все более северные участки. Влияние течений на дрейф икры и личинок, по-видимому, более значительно в южноохотоморской (южнокурильской) и в популяции Вулканического залива. Растянутый нерест — растянутый выклев со «ступенчатым» освоением всего района воспроизводства популяции — это приспособление вида к снижению смертности, реализуемое через популяции.

4. Динамика запасов минтая в связи с влиянием промысла и естественных факторов

Оценка величины промысловой части запаса североохотоморской популяции выполнена двумя независимыми методами: с использованием виртуально-популяционного анализа (VPA) и по данным промысловой статистики на основе модели Шеффера (Зверькова, 1990; Zverkova, 1993; Зверькова,

Таблица 5

Естественная смертность минтая

Популяции	Возрастные группы, полных лет	
	2—3	4—7
Североохотоморская	0,34	0,23
Южноохотоморская (южнокурильская)	0,61	0,30
Северояпономорская	0,45	0,29

Октябрьский, 1994; Zverkova, Oktjabrsky, 1996). По методу ВРА динамика запаса проанализирована за 20-летний период — с 1971 года, и по данным промысловой статистики — за 14 лет, начиная с 1981 года. В течение имеющегося статистически непродолжительного ряда наблюдений отмечаются колебания величины запаса минтая. Снижение уровня запаса наблюдалось с 1976 года с минимумом его значения в 1979 г. (Зверькова, 1990; Zverkova, 1993).

Последовавший затем рост с начала восьмидесятых годов продолжался до 1984—1986 гг. (рис. 5). Запас в эти годы достиг максимума, причем существенно более значительного, чем в период предшествующего увеличения — в 1973—1975 гг. Однако с 1989 г. вполне отчетливо проявился очередной цикл снижения численности минтая североохотоморской популяции. К 1993—1994 годам биомасса промысловой части запаса (рыб с 6 лет) уменьшилась по абсолютной величине с 5, в годы максимума, до 3 млн. тонн. Процесс снижения численности популяции продолжается и в настоящее время. Уменьшение запаса минтая заметно отражается на объеме нереста популяции. Так, в 1984 г. при высокой численности в период нереста икра и личинки минтая занимали обширную акваторию как в восточной, так и северной части Охотского моря, образуя единый крупный район воспроизводства (Зверькова, 1987). Количество учтенной икры только у западного побережья Камчатки составляло 29×10^{13} штук. Иная картина была в 1978 году, т.е. когда запас минтая был на низком уровне. Результаты ихтиопланктонной съемки показали существенное уменьшение плотности икры, а район воспроизводства характеризовался отдельными пятнами ее концентраций (Зверькова, 1987). Максимальное число икринок было отмечено лишь у юго-западного побережья Камчатки, в северных районах моря сколько-нибудь значительных скоплений икры и личинок не обнаружено. Количество икры, учтенное в основном районе нереста — у западной Камчатки, — составило $6,3 \times 10^{13}$ штук (Золотов и др., 1987), т.е. почти в 5 раз меньше в сравнении с периодом высокой численности запаса.

Изменения численности популяции могут быть вызваны естественными факторами или влиянием промысловой деятельности человека. Промысел минтая североохотоморской популяции существует с начала 60-х годов, т.е. к настоящему времени около 40 лет. До 1981 года промысел вели на ограниченной акватории у западного побережья Камчатки преимущественно среднетоннажные суда (РС-300, СРТМ, СТР). После 1981 года площадь района лова существенно расширилась за счет освое-

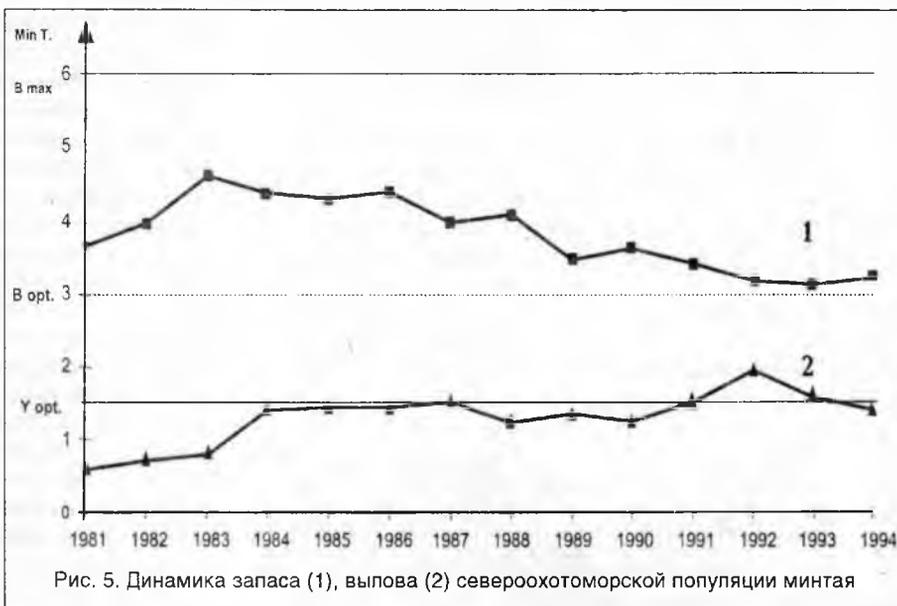


Рис. 5. Динамика запаса (1), вылова (2) североохотоморской популяции минтая

ния участков, прилежащих к материковому побережью — Притауйского района у острова Ионы и банки Кашеварова, в последующем — залива Шелихова. До 1977 года включительно, т.е. до установления 200-мильной экономической зоны, промысел, наряду с флотом России, вели рыболовные суда Японии, с 1978 года — только флот России. Однако с 1991 года неожиданно возник неконтролируемый лов минтая рыболовными судами Польши, Кореи, Китая и др. стран в открытой части Охотского моря. Максимальный вылов минтая в семидесятых годах составлял 1287 тыс. тонн в год. После 1981 года максимальный улов отмечен в начале 90-х годов с развитием иностранного неконтролируемого промысла в открытой части моря. В эти годы суммарный вылов рыбы достигал порядка 2 млн. тонн.

Установлен ряд важных параметров охотоморской популяции, позволивший одновременно оценить влияние промысла на величину запаса. Максимальная величина запаса популяции (ее промысловой части) может достигать 6—7 млн. тонн. В течение рассматриваемого, сравнительно непродолжительного по времени, периода североохотоморская популяция минтая максимальной величины запаса не достигала, но заметно приблизилась к нему в 1983—1984 гг. Величина оптимальной биомассы запаса составляет для промысловой части (рыбы с 6 полных лет) 3 млн. тонн, и такая величина сохраняется, если вылов не превышает годового естественного прироста популяции. Величина оптимального улова находится на уровне 1,5 млн. тонн в год (Zverkova, Oktjabrsky, 1996).

Максимальный улов в семидесятых годах был достигнут в период пика численности популяции в тот период. В годы низкой численности — в 1977—1978 гг. — вылов выбирал до 40% из запаса. В годы высокой численности популяции — восьмидесятые — фактическим уловом продукционные возможности использованы не в полной мере. Вместе с тем отчетливо наметилась тенденция снижения величины запаса от его максималь-

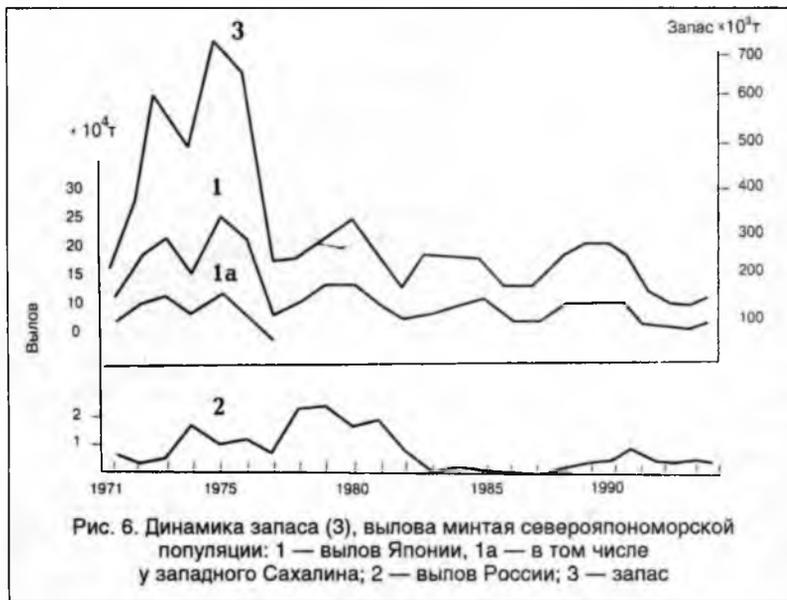


Рис. 6. Динамика запаса (3), вылова минтая северояпонской популяции: 1 — вылов Японии, 1а — в том числе у западного Сахалина; 2 — вылов России; 3 — запас

ного уровня. К началу 90-х годов запас, снижаясь, приблизился к оптимальному уровню и почти достиг его. В эти годы величина фактического вылова заметно превысила оптимальный уровень за счет нерегулируемого промысла в открытой части моря.

Изменения величины запаса популяции в шестидесятые, семидесятые годы происходили под влиянием естественных факторов. По этим же причинам происходит снижение запаса с конца восьмидесятых — в девяностые годы. Вместе с тем неконтролируемый вылов в открытой части моря, под влиянием которого суммарный улов значительно возрос и превысил оптимальный уровень, несомненно, усугубил процесс снижения численности популяции.

Имеющиеся данные показывают, что при колебаниях численности популяции под влиянием естественных факторов и при низкой численности производителей появляются высокочисленные поколения, и наоборот — высокая численность родительского стада не избавляет от появления малочисленных поколений. Так, при минимальной в 1977—1979 гг. численности родительского стада появились высокоурожайные поколения, обеспечившие существенный рост запаса к середине 80-х годов. С другой стороны, при высокой численности производителей в 1972—1975 гг. в восьмидесятые появились малоурожайные поколения, что повлекло заметное снижение запаса в 1977—1979 гг. и к началу девяностых годов.

Таким образом, колебания численности североохотоморской популяции в шестидесятые-девяностые годы происходили под влиянием естественных процессов.

Оценки запаса минтая северояпонской популяции получены на основании данных по промысловому вылову и коэффициентов промысловой смертности по зависимости между ними, показанной А.В.Засосовым (1976). Существенное увеличение запаса минтая произошло в начале семидесятых годов, максимальная его величина достигла 700 тыс. тонн на начало промыслово-

го года. Однако в 1977 г. запас значительно уменьшился и в последующие годы колебался около средней величины — 200 тыс. тонн (рис. 6).

Северояпонская популяция минтая, населяющая акваторию Японского моря как в зоне России, так и в зоне Японии, эксплуатируется японским и российским флотами, но с 1978 г. соответственно каждым государством в собственных водах. Российский вылов достигал максимальной величины — 45 тыс. тонн в 1964 году, в семидесятых — первой половине восьмидесятых годов не превышал 25 тыс. т и в последующие годы редко был на уровне 10 тыс. тонн. Японский промысел минтая начался в начале 50-х годов, и уже к 1956 г. вылов превысил 100 тыс. тонн. Максимальной величины вылов Японии в этом районе был получен в 1975—1976 гг., порядка 250 тыс. тонн (Zverkova, 1993). Следует

отметить, что в период максимальных уловов Японией до 1978 года не менее 50% их получено в северных от Хоккайдо районах, у западного побережья Сахалина. Японский промысел минтая в прибрежных районах ведется разнообразными орудиями лова, позволяющими облавливать скопления любой плотности и в любом горизонте моря. При этом, наряду с тралами, используют яруса и жаберные сети. Лов минтая проводится с ноября по март, т.е. преднерестовых и нерестовых скоплений.

Результаты исследований (Зверькова, 1975; 1979; 1981) показали, что интенсивность лова северояпонской популяции высока, естественно, за счет более интенсивного вылова флотом Японии. По нашим оценкам, коэффициент мгновенной промысловой смертности (F) этой рыбы в северной части Японского моря достиг 0,6 и более. Установлено (Зверькова, 1979; 1981), что продукционные возможности северояпонской популяции могут обеспечить рост уловов при коэффициенте промысловой смертности менее 0,6. При $F = 0,6$ и более запас снижается до такого уровня, что любое увеличение интенсивности промысла не приведет к увеличению улова.

При существующей со стороны Японии высокой интенсивности промысла запас в течение последних двух десятилетий колебался возле среднего уровня — 200 тыс. тонн с заметным снижением в начале девяностых годов (см. рис. 6). При установившемся в восьмидесятые-девяностые годы низком уровне запаса заметно изменилась продолжительность и интенсивность нереста минтая в зоне России (Zverkova, 1993). Так, в шестидесятые — семидесятые годы при «нормальной» и высокой численности популяции образование преднерестовых скоплений начиналось в ноябре-декабре, нерест продолжался до апреля-мая, плотность засева икрой в зимние месяцы — феврале-марте — составляла в водах западного Сахалина до нескольких тысяч икринок под 1 м². При современной низкой численности популяции скопления минтая в зоне

России отмечаются лишь в марте-мае, а нереста в зимние месяцы практически нет.

По оценке Сано с соавторами (1993), после нереста минтая южноохотоморской популяции количество икры составляет 58×10^{12} икринок. С учетом данных по смертности икры и личинок (Tsuji, 1989; Nakatani, Maeda, 1993) убыль в течение первого года жизни достигает 99,98%, т.е. выживают сотые доли процента. При смертности рыб первых лет жизни от влияния промысла и естественных причин 50—80% суммарная биомасса рыб южноохотоморской популяции в возрасте 1+ — 3+ лет составляет до 700 тыс. тонн. Приведенные данные показывают масштаб воспроизводства южноохотоморской популяции и количество молодых рыб, на эксплуатации которых существовал промысел минтая. Основным районом роста и нагула молоди минтая являются тихоокеанские воды, прилежащие к острову Итуруп. Здесь в начале семидесятых годов возник и продолжался более 20 лет крупномасштабный промысел минтая. Суммарный российский и японский вылов в отдельные годы составлял более 400 тыс. тонн в год, в среднем 200—300 тыс. тонн. Доля взрослых половозрелых особей в общем вылове была незначительной как в первые (Зверькова, 1974), так и последующие годы промысла.

Вылов производителей минтая ведут в районе Кунаширского пролива японские рыбаки в преднерестовый и нерестовый периоды — в декабре-марте. Традиционный лов минтая в этом районе существует пассивными орудиями — жаберными сетями и ярусами. В конце шестидесятых годов улов составлял в среднем 40 тыс. тонн в год, в семидесятых не превышал 50 тыс. тонн. Однако в восьмидесятые годы ситуация заметно изменилась. К середине восьмидесятых годов вылов Японией достиг 100 тыс. тонн, в 1987 г. превысил эту величину. В 1989—1990 гг. суммарный вылов Россией и Японией преднерестового и нерестового минтая в районе Кунаширского пролива и на примыкающей к нему акватории Охотского моря достиг 250—260 тыс. тонн. После 1990 г. вылов производителей резко уменьшился до 10—15 тыс. тонн.

По оценке Сано и др. (1993), запас минтая в Кунаширском проливе в восьмидесятые годы составил 300 тыс. тонн. Очевидно, что при высокоинтенсивном промысле в конце 80-х годов вылавливали до 80% производителей, что отразилось на запасе популяции — значительном снижении ее численности.

Последовавшее с начала девяностых годов существенное уменьшение количества молодых рыб у тихоокеанского побережья о. Итуруп повлекло за собой снижение вылова и в этом районе — до 100 тыс. тонн в 1992 г. и менее 10 тыс. тонн в 1994 г.

Таким образом, заметное увеличение уловов в тихоокеанском районе Южных Курил, начавшееся в семидесятые годы, и многолетний, достаточно стабильный промысел до начала девяностых годов соответствовали периоду роста и сравнительно высокой численности минтая. К такому же выводу можно прийти, принимая во внимание последовательный рост уловов произво-

лей минтая в Кунаширском проливе, т.е. рост уловов происходил при высоком уровне численности производителей в семидесятые-восьмидесятые годы.

Вылов минтая в Вулканическом заливе и сопредельных водах увеличился в конце шестидесятых годов, составив максимально около 100 тыс. тонн. С этого времени промысел минтая можно считать установившимся, и уловы, по-видимому, отражают динамику запаса.

За всю историю промысла вылов минтая лишь дважды превысил 100 тыс. тонн, в 1984 и 1987 гг. — около 120 тыс. тонн (Tsuji, 1989). Обычный вылов колеблется по годам в интервале 30—80 тыс. тонн, с начала девяностых годов составил 50—70 тыс. тонн.

Общая картина динамики вылова минтая у Южных Курил, Хоккайдо и Сахалина свидетельствует о существенном увеличении с начала семидесятых и резком снижении суммарного улова с начала девяностых годов. Несомненно, в районах интенсивного промысла этой рыбы, осуществляемого японским флотом в собственной зоне и при освоении лимитов, выделяемых в зоне России по межправительственному соглашению, при работе отечественного флота, динамика вылова достаточно реально отражает и динамику запасов. Росту уловов, как по отдельным рассмотренным выше популяциям, так и в целом по региону, включающему акваторию северной части Японского моря, южную часть Охотского моря и тихоокеанское побережье Южных Курил и Хоккайдо, несомненно соответствует и рост запасов минтая. С другой стороны, резкое снижение вылова обусловлено снижением запасов.

Показанная выше динамика запаса североохотоморского минтая и динамика запаса минтая, образующего популяции в водах Сахалина — Хоккайдо и Южных Курил — Хоккайдо, по своим тенденциям совпадают, а это дает основание считать, что процесс носит крупномасштабный характер и обусловлен глобальными причинами, связанными со сменой климато-океанологических периодов.

Семидесятые-восьмидесятые годы представляют как период «потепления» в отличие от предшествующего — 40—60-е годы — и следующего за ним периода «похолодания» (Шунтов, Радченко и др., 1997). Для выделяемых периодов достаточно убедительно показана и динамика глобальных климатических и геофизических показателей — индекса атмосферной циркуляции, Алеутского минимума атмосферного давления, скорости вращения Земли (Кляшторин, Сидоренков, 1996). Действительно, показанному нами росту запасов минтая в Охотском море и более южных районах в начале семидесятых годов соответствует, в частности, увеличение с этого же времени индекса скорости вращения Земли с максимумом в конце восьмидесятых годов и последовавшим снижением. Скорость вращения Земли определяет частоту и характер атмосферной циркуляции, характер циркуляции в океане.

Несомненно, межгодовые особенности течений и формирующиеся в период воспроизводства суммы абиотических и биотических факторов являются основополагающими для выживаемости вида с длительной планктонной стадией развития. Подчеркнем еще раз условия, которые нам представляются определяющими для «нормального» воспроизводства минтая на примере североохотоморской популяции. Наряду с общей циклонической системой течений в Охотском море, наиболее выраженной в годы интенсивного поступления тихоокеанских вод, в условиях существования макросистемы Алеутский минимум — Сибирский максимум формируется дополнительная сезонная циркуляция в верхних горизонтах моря. В границах постоянных и образующихся под влиянием господствующих атмосферных процессов, сезонных течений, происходит эмбриональное и постэмбриональное развитие минтая. В этих условиях основная масса икры и личинок проходит развитие в районе обитания североохотоморской популяции — одном из наиболее продуктивных в Мировом океане, и их вынос за его пределы минимален. Так, численность поколения 1983 года рождения, развитие которого происходило в северной части Охотского моря в границах района обитания популяции, составила $4,1 \times 10^{12}$ штук, численность же поколения 1987 г., для которого по результатам моделирования показан заметный вынос икры и личинок, — $3,1 \times 10^{12}$, т.е. в 1,3 раза меньше (Зверькова и др., 1994).

Урожайные поколения минтая в северной части Японского моря формировались в «теплые» годы, когда интенсивность Цусимского течения увеличивается и наблюдается основной перенос икринок-личинок в Татарский пролив (Зверькова, 1973а; 1973б; Зверькова, Будаева, 1979; Зверькова, 1980). При этом эмбриональное и начальное постэмбриональное развитие минтая происходит в «границах» популяции, включая северные высокопродуктивные участки Татарского пролива. В «холодные» годы, когда интенсивность Цусимского течения ослаблена, доминирует сток вод из пролива и, очевидно, более широкий, хаотический вынос икры и личинок из основного района воспроизводства. Установлено по результатам дисперсионного анализа, что если все факторы, влияющие на численность минтая, принять за 100, то доля факторов внешней среды составляет не менее 65% (Зверькова, 1980).

Процессы перестройки, происходящие при смене климато-океанологических периодов, отмечаются и в биоте моря в целом. Так, продукция мирного зоопланктона в 1986—1988 гг. в восточной части моря достигала $1338—3180$ г/м², в начале девяностых снизилась до $950—1145$ г/м², вместе с тем отмечается заметный рост продукции хищного планктона — от $240—300$ г/м² в 1986—1987 гг. до 1250 г/м² в 1994 г. (Shuntov et al, 1996). Непосредственных наблюдений о влиянии хищного планктона на смертность минтая на фазе икринки-личинки нет, хотя такое влияние можно предположить через питание минтаем

хетогнат и др. С другой стороны, увеличение численности сельди в период роста численности хищного планктона ставит под сомнение масштаб возможного влияния хищного планктона на численность рыб, во всяком случае в северных дальневосточных морях.

Таким образом, в 70—80-е годы, которые по климато-океанологическим параметрам характеризуются как «теплый» период, произошло увеличение численности минтая. Биомасса запаса в восьмидесятые годы была беспрецедентно высокой для одной из наиболее крупных по ареалу вида популяций — североохотоморской. Аналогичная ситуация наблюдалась и в восточной части Берингова моря, в районе обитания другой крупнейшей популяции — восточноберинговоморской (Wespestad, 1996). Рост численности минтая происходил и в окраинных популяциях, в частности северояпономорской и южноохотоморской.

Потепление в 70—80-е годы характеризовалось усилением скорости вращения Земли, активизацией атмосферных процессов и связанным с ними повышением интенсивности течений. В этих условиях, усилился приток относительно теплых тихоокеанских вод в Охотское море (Западно-Камчатское течение), в Японское море (Цусимское течение, течение Соя). В указанный период рост численности минтая обусловлен его более высокой выживаемостью. Для крупных популяций — североохотоморской, восточноберинговоморской — характерен более продолжительный период высокой численности — до 10 лет. Что касается популяции, где весьма значителен пресс промысла (северояпономорской), то здесь рост численности был непродолжительным.

5. Рекомендации по организации и ведению промысла минтая

Для эксплуатируемых популяций рыб наиболее важными параметрами, контролируруемыми человеком, являются объем вылова, определяемый коэффициентом промысловой смертности, и возраст начала эксплуатации. Подробно влияние промысла на состояние запаса рассмотрено для северояпономорской популяции (Зверькова, 1975а; 1975б; 1977; 1979; 1981).

Популяция минтая способна увеличивать свою численность и биомассу путем роста и размножения составляющих ее особей до определенного предела. Уловы при увеличении интенсивности также растут, пока популяция способна обеспечить прирост биомассы.

Для северояпономорской популяции рост уловов возможен, пока коэффициент промысловой смертности меньше 0,6. При этом темп роста уловов весьма заметен при $F 0,2—0,3$, при $F 0,5—0,6$ он практически прекращается, а при F больше 0,6 — снижается (таблица 6).

Фактическая промысловая смертность минтая в северной части Японского моря за счет интенсивного промысла в зоне Японии превышает $F = 0,6$. В связи с этим запас попу-

ляции находится на таком уровне, что при любом дальнейшем увеличении интенсивности вылова и промысловой смертности роста уловов не произойдет. Чрезмерный вылов производителей стабилизировал запас на уровне, при котором воспроизводство популяции ниже оптимального.

В результате интенсивной эксплуатации минтая в водах Японии у Хоккайдо промысловая обстановка в зоне России — Татарском проливе — складывается в течение последних десятилетий неудовлетворительно. При этом, несмотря на фактически существующий запуск промысла, здесь в течение длительного времени роста численности минтая не происходит, да и не может произойти в связи с общностью запаса и общим отрицательным влиянием на его величину интенсивного промысла в водах Японии. Результаты исследований показывают, что изъятие из запаса должно составлять не более $F = 0,4—0,5$ (Зверькова, 1981).

Массовые половые созревания минтая в северной части Японского моря происходят в возрасте 4 лет при длине 35,4 см. К этому возрасту биомасса поколения близка к максимальной, и эксплуатацию рыбы следует начинать при достижении ею указанной длины и возраста. Естественно, что рекомендации по промысловому изъятию касаются общего вылова из популяции как Россией, так и Японией. Вместе с тем при облове преднерестовых и нерестовых скоплений в северной части Японского моря, как и других районах такого лова, прилов неполовозрелых рыб бывает незначительным.

Крупномасштабный промысел молодежи минтая у тихоокеанского побережья Южных Курил не влиял отрицательно на состояние запаса южноохотоморской (южнокурильской) популяции. Об этом свидетельствует его продолжительный период и достаточно устойчивый характер в течение почти 20 лет. Очевидно что величина вылова не превышала того порога, за которым следует снижение продукционных свойств популяции. При относительно высокой естественной смертности рыб молодого возраста ($1+ — 3+$ лет) вылов мог составлять до 50% их биомассы.

Вместе с тем слишком большой вылов производителей в конце 80-х годов, достигший 80% их биомассы, резко снизил численность популяции. Чрезмерная промысловая эксплуатация минтая совпала с периодом естественного снижения чис-

ленности вида в целом по ареалу, и в южной части Охотского моря в том числе. В текущий период при низкой численности южноохотоморской (южнокурильской) популяции меры согласованной промысловой эксплуатации будут способствовать выходу ее из депрессии и увеличению численности.

Для североохотоморской популяции коэффициент оптимальной промысловой смертности составляет $F = 0,46—0,5$ (Зверькова, Октябрьский, 1994; Zverkova, Oktyabrsky, 1996). При оптимальной величине биомассы запаса вылов может составить 1,5—1,7 млн. тонн в год. В наступивший период снижения запаса североохотоморской популяции величина вылова в абсолютных показателях будет, естественно, иной. Оценка величины промыслового запаса и ожидаемую величину пополнения необходимо определять современными и достаточно надежными методами при акустической съемке с помощью современной аппаратуры. Учитывая, что в преднерестовый период — декабре-январе — рыба концентрируется достаточно компактно, съемку необходимо выполнять в указанные месяцы до начала массовой путины и по результатам ее корректировать лимиты, выделяемые предприятиями.

Относительно высокий уровень адаптации минтая охотоморской популяции позволяет считать, что возможное снижение биомассы запаса не превысит 3-кратной величины от максимального уровня, т.е. для промысловой ее части составит порядка 2,3—2,5 млн. тонн. Вылов при этом возможен в объеме 1—1,2 млн. тонн в год.

Выводы и рекомендации

1. В северности части Охотского моря (к северу от 50° с.ш.) в системе постоянных течений из трансформированных тихоокеанских вод и сезонных циклонических образований, возникающих в макросистеме Алеутский минимум — Сибирский максимум, существует одна из наиболее крупных по ареалу видов — североохотоморская популяция.

Южную часть Охотского моря в трансформированных водах течения Соя, северную часть Японского моря в трансформированных водах Цусимского течения, Вулканический залив в трансформированных водах ветви Цусимского течения населяют значительно меньшие по количеству составляющих особей популяции, соответственно — южноохотоморская (южнокурильская), североя-

Таблица 6

Темп изменения интенсивности промысла и уловов минтая северояпономорской популяции

Показатели	F									
	0,1	0,2	0,3	0,4	0,5	0,6	0,7	0,8	0,9	1,0
Убыль от промысла	0,08	0,16	0,22	0,28	0,34	0,39	0,44	0,48	0,52	0,56
Темп изменения убыли от промысла		50	37,5	27,3	21,4	14,7	12,8	9,1	8,3	7,7
Темп изменения уловов		50,1	19,0	4,7	2,3	1,0	-0,2	-0,4	-1,5	-4,4

пономорская и залива Вулканического. Каждая из выделенных популяций имеет центр воспроизводства с максимальным в период нереста количеством икры и каждая относительно изолирована от другой собственной экологической нишей, существующей в системах указанных течений, и расстоянием.

2. Районом обитания североохотоморской популяции является Охотское море к северу от 50° с.ш. Воспроизводство популяции, рост и развитие рыб первых лет жизни происходит от 51° до 59° с.ш. 143—156° в.д. в зоне шельфа и присваловых участках. Основным районом нагула является северная часть моря — к северу от 50° с.ш. — как в прибрежных, так и открытых его участках.

Районом обитания южноохотоморской (южнокурильской) популяции являются Кунаширский пролив, охотоморское побережье и тихоокеанское побережье у южных Курильских островов на север до Итурупа включительно. Воспроизводство популяции происходит в Кунаширском проливе и заливах охотоморского побережья островов, рост и развитие рыб первых лет жизни 1+ — 3+ лет — преимущественно у тихоокеанского побережья Южных Курил.

Районом обитания северояпономорской популяции является восточная часть Японского моря и Татарского пролива у побережий Хоккайдо и Сахалина от 43°30' до 50° с.ш. Воспроизводство популяции, рост и развитие рыб первых лет жизни происходит в пределах указанного района, нагул взрослых рыб — в прибрежных и открытых водах северной части Японского моря, Татарского пролива и в юго-западной части Охотского моря.

3. В период воспроизводства минтая большую роль играют постоянные и сезонные течения. Механизм формирования условий в период воспроизводства вида рассмотрен на примере североохотоморской популяции. Наряду с существующей в Охотском море общей циклонической системой течений, в зимне-весенний период под влиянием макросистемы Алеутский минимум — Сибирский максимум образуется обширная циклоническая циркуляция в поверхностном слое, в границах которого происходит эмбриональное, ранее постэмбриональное развитие рыбы.

При межгодовых изменениях атмосферной циркуляции, вызывающей изменения циркуляции в море, основная масса икры и личинок концентрируется в основном районе воспроизводства с дрейфом в его «границах». Вместе с тем существует дрейф за пределы района воспроизводства — от побережья Камчатки к Курильским островам либо вдоль побережья Сахалина в южную часть моря.

4. Нерест минтая происходит в довольно узком интервале и температуры воды — преимущественно от 0° до 4°C, эмбриональное развитие — в значительно более широком диапазоне: от -1,7°C до 7°C.

На основе гистологического анализа установлен характер нереста минтая. Для вида характерен синхронный рост ооцитов в период трофоплазматического роста и вместе с тем мно-

горазовый нерест каждой самки. Переход ооцитов к последней фазе развития — F — происходит неодновременно и сопровождается заметным увеличением их массы и объема за счет гидратации клеток. Многогоразовый нерест каждой особи при разновременном созревании в процессе его рыб, составляющих популяцию, обуславливает длительный период нереста популяций минтая. Нерест североохотоморской популяции происходит в марте-июне, южноохотоморской — в январе-апреле, северояпономорской — январе-мае.

Длительный нерест, продолжительная планктонная стадия в онтогенезе — это приспособление минтая к расселению и снижению пресса фактора «плотности» в период эмбрионального, начального постэмбрионального развития. Внутривидовые механизмы регулирования численности находят отражение в межгодовых изменениях некоторых биологических показателей популяций — линейного роста, плодовитости.

5. В пределах рассмотренного ареала вида высокий уровень адаптации к условиям среды свойствен североохотоморской популяции, населяющей один из самых продуктивных районов Мирового океана.

Североохотоморская популяция имеет наиболее высокую численность в сравнении с южноохотоморской, северояпономорской и др., меньшую естественную смертность, сочетающуюся с меньшей плодовитостью, большую продолжительность жизни.

6. В 70—80-е годы наблюдался заметный рост численности североохотоморской популяции, достигший максимума в середине восьмидесятых годов. К концу восьмидесятых — началу девяностых годов отчетливо проявился тренд снижения запаса.

В этот же период наблюдался рост численности менее крупных популяций, обеспечивший многолетний устойчивый вылов особой южноохотоморской (южнокурильской) вылов, значительное увеличение вылова в первой половине семидесятых годов рыб северояпономорской популяции.

Рост численности минтая в семидесятые-восьмидесятые годы обусловлен климато-океанологическими факторами, характеризующимися для «теплого» периода лет. С начала девяностых годов отмечается крупномасштабный процесс снижения численности вида, совпадающий с наступлением «холодного» периода.

Для северояпономорской, североохотоморской популяций минтая показано, что более урожайные поколения формируются в годы, когда вынос икры и личинок за пределы района воспроизводства отсутствует или минимален.

Высказана гипотеза о преобладающем влиянии на численность минтая при смене климато-океанологических эпох интенсивности и характера течений, т.е. фактора среды, в процессе эволюции образующего уникальную экологическую нишу каждой популяции. В периоды потепления, сопровождающиеся интенсивной атмосферной циркуляцией, интенсивным поступлением тихоокеанских вод в Охотское, Японское и др. моря, об-

разованием устойчивых сезонных циркуляций в поверхностном слое, формируются «границы» районов воспроизводства вида, вынос икры и личинок за его пределы минимален, выживаемость выше.

Список литературы

- 1) Вышегородцев В.А., 1981. Притауйская популяция минтая // Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток, ТИНРО. С. 89—99.
- 2) Зверькова Л.М., 1969. О нересте минтая. Th. chalcogramma в водах западного побережья Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 9. В. 2 (55). С. 270—275.
- 3) Зверькова Л.М., Швецова Г.М., 1971. К биологии нагульного минтая юго-западной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. Т. 76. С. 76—85.
- 4) Зверькова Л.М., 1971. Размножение минтая у юго-западного побережья Сахалина // Изв. ТИНРО. Т. 76. С. 62—75.
- 5) Зверькова Л.М., 1973. К вопросу о нересте минтая в северной части Японского моря // Исслед. По биологии рыб и пром. Океанографии. Владивосток, ТИНРО. В. 4. С. 129—134.
- 6) Зверькова Л.М., 1973. О динамике численности поколений минтая в зависимости от температуры воды в период нереста // Рыбное хоз-во. № 3. С. 14—15.
- 7) Зверькова Л.М., 1974. Материалы к познанию минтая южных Курильских островов // Изв. ТИНРО. Т. 93. С. 113—116.
- 8) Зверькова Л.М., 1975. Состояние промыслового запаса минтая в северо-восточной части Японского моря // Биол. ресурсы морей Дальнего Востока. Тез. докл. Всесоюзн. совет., Владивосток. С. 43—44.
- 9) Зверькова Л.М., 1977. Созревание, плодовитость и районы размножения минтая *Thegaga chalcogramma* в северо-восточной части Японского моря. // Вопр. ихтиологии. Т. 17. В. 3. С. 462—468.
- 10) Зверькова Л.М., Будаева В.Д., 1979. О численности минтая в северной части Японского моря // Рыбное хозяйство. № 7. С. 16—18.
- 11) Зверькова Л.М., Пушников В.В., 1980. Распределение пелагической икры минтая в Охотском море // Рыбохозяйственные исследования умеренных вод Тихого океана, Владивосток. С. 117—123.
- 12) Зверькова Л.М., 1980. Особенности размножения минтая в северо-западной части Тихого океана // Распределение и рациональное использование водных зооресурсов Сахалина и Курильских островов. Владивосток. С. 65—76.
- 13) Зверькова Л.М., 1981. Внутривидовая структура минтая в Охотском море // Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток, ТИНРО. С. 28—40.
- 14) Зверькова Л.М., Пушников В.В., 1982. Популяционная структура минтая в Курило-Охотском регионе // Всесоюзн. конф. по теории формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. Тезисы доклада. М., С. 140—141.
- 15) Зверькова Л.М., 1982. Биологические основы регулирования промысла минтая // Рыбн. хозяйство. № 9. С. 23—24.
- 16) Зверькова Л.М., Тарасюк С.Н., Великанов А.Я., 1983. Особенности распределения икры и личинок некоторых видов рыб у охотоморского побережья Сахалина // Проблемы раннего онтогенеза рыб. Тез.доклада III Всесоюзн. совещания. Калининград. С. 45—46.
- 17) Зверькова Л.М., Сафронова Р.К., 1986. Некоторые морфометрические и эколого-физиологические особенности молоди минтая Th. Chalcogramma Pallas // Вопр.ихтиологии. Т. 26. В. 2. С. 232—238.
- 18) Зверькова Л.М., 1987. Пространственно-временная структура района воспроизводства минтая Th. chalcogramma в северной части Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 27. В. 3. С. 414—420.
- 19) Зверькова Л.М., 1988. Жизненный цикл охотоморского минтая // Рыбное хозяйство. № 7. С. 48—49.
- 20) Зверькова Л.М., 1990. Запас и промысел минтая в северной части Охотского моря // Рыбное хозяйство. № 4. С. 49—51.
- 21) Зверькова Л.М., Октябрьский Г.А., 1994. Динамика запаса популяции минтая в северной части Охотского моря (к северу от 50-го градуса) и перспективы промысла // Рыбохозяйственные исследования в сахалино-курильском районе и сопредельных акваториях. Южно-Сахалинск. С. 15—22.
- 22) Зверькова Л.М., Аверкиев А.С., Сустанов Ю.В., Масловский М.И., 1994. Результаты исследований условий воспроизводства охотоморской популяции минтая // Рыбохозяйственные исследования в сахалино-курильском районе и сопредельных акваториях. Сахалинское книжное изд-во, Ю-Сахалинск. С. 7—14.
- 23) Засосов А.В., 1976. Динамика численности промысловых рыб. М. Пищ.пром-ть. 312 с.
- 24) Золотов О.Г., Качина Т.Ф., Сергеева Н.П., 1987. Оценка запасов восточноохотоморского минтая // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток, ТИНРО. С. 65—73.
- 25) Качина Т.Ф., Сергеева Н.П., 1981. Динамика численности восточноохотоморского минтая // Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток, ТИНРО. С. 19—27.
- 26) Кляшторин Л.Б., Сидоренков Н.С., 1996. Долгопериодные климатические изменения и флюктуации численности пелагических рыб Пацифики // Изв. ТИНРО. Т. 119. С. 33—54.
- 27) Ли Г., 1978. Введение в популяционную генетику. М. «Мир». С. 556.
- 28) Пушников В.В., 1982. Популяционная структура минтая Охотского моря и состояние его запасов // Автореферат диссертации. Владивосток. 23 с.
- 29) Пушников В.В., 1987. Результаты мечения охотоморского минтая // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток. С. 203—208.

30) Смирнов А.В., 1987. Распределение икры южнокурильского минтая // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток. ТИНРО. С. 88—99.

31) Темных О.С., 1990. Пространственная морфо-экологическая дифференциация минтая в Охотском море // Автореферат диссертации. Владивосток. С. 20.

32) Фадеев Н.С., 1986. Минтай // Биологические ресурсы Тихого океана. М. Наука. С. 187—201.

33) Флусова Г.Д., Богданов Л.В., 1986. Популяционная структура минтая по данным генетических исследований. // Тресковые дальневосточных морей. Владивосток. ТИНРО. С. 79—88.

34) Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П., 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток. ТИНРО: 426 с.

35) Шунтов В.П., Радченко В.И., Дулепова Е.П., Темных О.С. 1997. Биологические ресурсы дальневосточной экономической зоны; структура пелагических и донных сообществ, современный статус тенденции многолетней динамики // Известия ТИНРО. Т. 122. С. 3—15.

36) Chen S., Watanabe S., 1989. Dependence of age to rate Natural mortality for Fish dynamic populations // Bull. Jap. Society of Sci. Fish.

37) Hamai J., Kyushin K., Kinoshita T. 1974. On the early larval growth, survival and variation of body form in the walleye pollock, *Th. chalcogramma* Pallas, in rearing experiment feeding the different diets // Bull. of the Faculty of Fisheries, Hokkaido Univers., 25 (1), p.p. 20—25.

38) McFarlane G., Beamish R., Zverkova L. 1996. An examination of estimates of walleye pollock, *Th. Chalcogramma* from the Sea of Okhotsk using the burnt otolith method and implications for stock assesment and management // Proc. workshop on the Okhotsk sea and adjacent areas. PICES Sci. Rep. № 6, p.p. 278—295.

39) Miyake H., Hamabayashi K., Jshigam M., Sano M. 1993. Recent sharp decrease in walleye pollock egg abundance in Nemuro Strait, Hokkaido // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St., № 42, p.p. 113—199.

40) Nakatani T. 1988. Studies of the early life history of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in Funka Bay and vicinity, Hokkaido // Memoirs of the Faculty of Fisheries Hokkaido University, V. 35, № 1, p.p. 1—58.

41) Nakatani T., Maeda T. 1993. Eearly life history of Walleye pollock // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St., № 42, p.p. 15—22.

42) Nishiyama N., Hirano K., Haryu T. 1993. The early life history and feeding habits of larval walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the southeast of Bering Sea // Bull. JNPF. № 45, p.p. 177—227.

43) Sakurai Y. 1993. Reproductive characteristics and spawning strategies of walleye pollock // Sci Rep. Hokk. Fish. Exp. St., № 42, p.p. 51—68.

44) Sano M., Sasaki M., Utoh H., Koike M., Sasaki A., Osako M. 1993. Estimation of spawned eggs and parents stock of walleye pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), in the Nemuro strait, Hokkaido // Sci Rep. Hokk., Fish. Gxp. St. № 42, p.p. 101—111.

45) Tsuji S. 1989. Alaska pollack population, *Theragra chalcogramma*, of Japan and its adjacent Waters // Mar. Behav. Physiol., v. 15, p.p. 147—205.

46) Shuntov V., Dulepova Y. 1996. Biota of the Okhotsk Sea: stucture of comminities, the interannual dynamics and current status // PICES Sci Rep. № 6, p.p. 263—271.

47) Symposium of Alaska pollack. 1972 // Bull. Jap., Society of Sci. Fish, vol. 38 № 4, p.p. 359—421.

48) Weststad V. 1996. Js pollock overfished // PICES Sci Rep. № 6, p.p. 299—303.

49) Yoshida H. 1988. Walleye pollock fishery and fisheries management in the Nemuro Strait, Sea of Okhotsk, Hokkaido // Proc. Int. Symp. Biol. Magmt. Walleye Pollock, p.p. 59—77.

50) Zverkova L. 1993. The study of the reproduction features and status of stok of Okhotsk sea walleye pollock population // Sci Rep. Hokk. Fish. Exp. St. № 42, p.p. 191—195.

51) Zverkova L. 1993. Reproduction level of North Japan Sea walleye pollock population of Sakhalin at present // Sci Rep. Hokk. Fish. Exp. St. № 42, p.p. 197—202.

52) Zverkova L., Oktyabrsky G. 1996. Okhotsk Sea walleye pollock stock status // PICES Sci. Rep. № 6, p.p. 403—407.

Zverkova L.M. Characteristics of walleye pollock of the western area (the Okhotsk Sea, the northern part of the Japanese Sea, the Pacific Ocean at the southern Kuril coast).

The results of study of one of the most important species in world fishing – walleye pollock are given. The population composition in the Okhotsk Sea, the northern part of the Japanese Sea and the part of the Pacific Ocean at the southern Kuril Islands, the biological peculiarities in various regions of inhabiting, the results of study of dynamics of populations number are show. The factors of its determination are suggested.