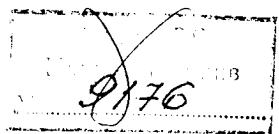


597.1
3-43

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ КОМИТЕТ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ПО РЫБОЛОВСТВУ

Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии



На правах рукописи

0599.0 001332-

Зверькова Лариса Михайловна

Минтай Охотского, северной части Японского морей и сопредельных вод Тихого
океана
(популяционный состав, биологические особенности, динамика численности)

специальность 03.00.10 – ихтиология

Диссертация

в виде научного доклада на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Л.Н. Зверькова

Владивосток

1999

Работа выполнена в Сахалинском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (СахНИРО, г Южно-Сахалинск)

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Е. И. Соболевский

доктор биологических наук Л. А. Борец

доктор биологических наук И. А. Черешнев

Ведущее учреждение: Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии – ВНИРО (г. Москва)

Защита диссертации состоится «10» марта 1999 года в _____ часов на заседании диссертационного совета Д 003.66.01. при Институте биологии моря ДВО РАН по адресу: 690041, Владивосток-41, ул. Пальчевского, 17.

С диссертацией в виде научного доклада можно ознакомиться в библиотеке Института биологии моря ДВО РАН

Диссертация в виде научного доклада разослана «30» января 1999г

Ученый секретарь диссертационного совета

кандидат биологических наук

Л. Л. Будникова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Минтай является массовым видом рыб в северной части Тихого океана. С шестидесятых годов 20 века с развитием специализированного промысла значение минтая в морском рыболовстве заметно возросло, а с семидесятых годов и до настоящего времени этот вид играет первостепенную роль. Суммарный вылов его достигал 6-7 млн тонн в год, превысив объем промыслового изъятия других массовых рыб - сельди, сардин, анчоусов, трески. В России вылов минтая занимает по объему первое место, 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 достиг максимальной величины - порядка 2 млн. тонн. Наряду с Охотским морем, крупномасштабный промысел минтая в течение десятилетий существовал в районе Южных Курил с морской и океанской сторон, в северной части Японского моря. Суммарный вылов минтая в этих районах достигал 500-700 тыс. тонн в год. Как отечественные, так и зарубежные исследования минтая заметно активизировались в 70-80 годы. К настоящему времени имеется значительное количество публикаций, посвященных этому виду. Несмотря на довольно продуктивный период изучения, множество публикаций, тем не менее практически отсутствуют обобщающие работы, в том числе, по проблемам, касающимся закономерностей формирования, современной структуры и перспектив изменения запасов минтая в различных районах его обитания. Определенный вклад в изучение важнейшего промыслового объекта сделан и автором диссертации. В различные годы опубликованы статьи, представлены доклады, сообщения с результатами изучения биологии минтая. Учитывая сохраняющуюся первостепенную роль этой рыбы в современном рыболовстве и на предвидимую перспективу, автор считает полезным представить результаты своих исследований, обобщив их как систему взглядов по ряду значимых проблем, связанных с биологией и организацией промысла минтая.

Цель и задачи исследований. Основная цель проведенного исследования – выявить некоторые закономерности формирования запасов минтая (Охотское море и сопредельные воды). При выполнении работы были поставлены следующие задачи:

- 1) установить популяционный состав и обосновать схему экологической основы его формирования,
- 2) изучить функциональную структуру ареалов популяций,
- 3) выяснить биологические особенности вида в пределах рассматриваемой части ареала и характер адаптации к условиям среды.

4) установить объем ресурсов, межгодовую динамику запасов и определяющие их факторы.

5) определите меры по совершенствованию регулирования промыслового использования минтая

Научная новизна и теоретическое значение работы. Обоснован популяционный состав минтая в Охотском море, прилежащих районах северной части Японского моря и части Тихого океана у Южных Курильских островов – Хоккайдо.

В Охотском море доминирующую роль играет североохотоморская популяция, населяющая обширную акваторию к северу от 50° с.ш. Южную часть моря и часть Тихого океана у Южных Курильских островов населяет южноохотоморская (южнокурильская) популяция. Северная часть Японского моря у побережья Сахалина и Хоккайдо является районом обитания северояпономорской популяции. Каждая из популяций имеет центр воспроизводства с максимальными концентрациями развивающейся в период нереста икры. Основной район обитания каждой из выделенных популяций располагается в относительно замкнутых (североохотоморская) или слабозамкнутых (южноохотоморская – южнокурильская, северояпономорская) системах постоянных течений, связанных в генезисе с относительно теплыми тихоокеанскими водами.

В границах районов обитания каждой из популяций в период ее воспроизводства наиболее полно реализуются способности вида к продолжительному нересту и сравнительно длительной в онтогенезе планктонной стадии. В течение эволюционного периода развития вида относительная изоляция в уникальной экологической нише, существующей в системах течений в вышеназванных районах, способствовала образованию собственного генофонда и относительно изолированных группировок минтая.

Более подробно механизм формирования условий воспроизводства изучен на примере одной из самых крупных в ареале вида – североохотоморской популяции. Наряду с существованием в Охотском море крупномасштабной циклонической системы течений, в зимне-весенний период, т.е. во время воспроизводства популяции, в макросистеме Алеутский минимум – Сибирский максимум формируются обширные сезонные зоны с циклоническим движением вод в поверхностном слое моря, где проходит эмбриогенез минтая. В системах постоянных и сезонных течений в Охотском море основная масса икры и личинок проходит успешное развитие. Этот район является одним из наиболее продуктивных в Мировом океане. Комплекс условий среды в Охотском море (к северу от 50 градуса с.ш.) обеспечивает стабильное воспроизводство вида и существование одной из наиболее крупных, наряду с восточноберинговоморской, популяций минтая.

В пределах рассматриваемой части ареала более высокий уровень адаптации к условиям среды свойствен именно минтая северохоктомуорской популяции, что нашло отражение в меньшей естественной смертности, сочетающейся с меньшей плодовитостью, большей продолжительности жизни и большей продолжительности репродуктивного периода.

Установлен характер нереста минтая - многоразовый в течение нерестового сезона вымет икры каждой самкой при синхронном росте ооцитов в период трофоплазматического роста. Подобное приспособление при наличии длительной в онтогенезе планктонной стадии обеспечивает уменьшение влияния фактора «плотности» внутри популяции. Вместе с тем, показано влияние внутрипопуляционных факторов регулирования численности при межгодовых изменениях величины плодовитости и роста в зависимости от фактора плотности.

Показана динамика запасов минтая. 70-80 годы по климато-океанологическим показателям были благоприятны для воспроизводства вида. Наиболее длительный период – около 10 лет – запас северохоктомуорской популяции находился на высоком уровне. Продолжительность увеличения численности северояпономорской, южнохоктомуорской (южнокурильской) популяций была заметно меньшей. Предложены меры регулирования промысла минтая.

Таким образом, научная новизна работы состоит в установлении популяционного состава минтая в рассматриваемой части его ареала с обоснованием особенностей адаптации и факторов среды, являющихся ведущими в формировании популяций вида. Показано влияние факторов внешней среды и существующего промысла на динамику численности минтая. Установлено, что для одной из наиболее крупных популяций в ареале вида – северохоктомуорской – решающее влияние на динамику численности в течение почти 40 лет ее промысловой эксплуатации оказывали факторы внешней среды.

Теоретическое значение работы заключается в разработке концепции формирования популяционного состава минтая.

Практическое значение работы. Разработаны рекомендации по регулированию промысла минтая по выделенным единицам запаса, которые в соответствии с их статусом должны быть объектами управления. Основной мерой регулирования является лимитирование вылова, что особенно актуально в наступивший с начала девяностых годов период снижения численности минтая. Показаны перспективы промысла в отношении северохоктомуорской популяции будет возможен крупномасштабный промысел, но объем вылова следует снизить. В период напряженного состояния запасов неуклонное соблюдение рекомендаций по квотированию является крайне важной мерой их сохранения. По северояпономорской и южнохоктомуорской (южнокурильской) популяциям результаты исследований могут быть

использованы при решении вопросов регулирования промысла между Россией и Японией. Результаты исследований используются в рыбохозяйственной практике при составлении прогнозов вылова минтая.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на Ученых Советах СахНИРО в 1963-1991 годах, ученых Советах и отчетных сессиях ТИНРО, ТИНРО-центра, ВНИРО в 1970, 1975, 1976, 1981, 1990, 1991, 1996, 1997, 1998 гг., на Всесоюзном Совещании «Биологические ресурсы морей Дальнего Востока» (Владивосток, 1975 г.).

1 Всесоюзной конференции по морской биологии (Владивосток, 1978), V Всесоюзной конференции «Вопросы промысловой океанологии Мирового океана» (Калининград, 1979), Всесоюзном совещании «Состояние запасов и динамика численности пелагических рыб Мирового океана» (Калининград, 1979), научно-практической конференции «Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов» (Южно-Сахалинск, 1981), Всесоюзной конференции по «Теории формирования численности и рациональному использованию стад промысловых рыб» (Москва, 1982), Всесоюзной конференции «Рациональное использование биоресурсов Тихого океана» (Владивосток, 1991), Совещании, посвященном 25-летию исследований минтая на Хоккайдо (Саппоро, Япония, 1993), Российско-американском симпозиуме по минтаю (Владивосток, 1996), PICES (Владивосток, 1996).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 56 работ, ряд статей переведены в Японии.

Структура диссертации. Диссертация представлена в виде научного доклада по совокупности опубликованных работ. Она включает следующие разделы: общую характеристику работы; материал и методы; главы

1. Популяционный состав минтая;
 2. Функциональная структура ареала минтая;
 3. Биологические особенности минтая;
 4. Динамика запасов минтая в связи с влиянием естественных факторов и промысла;
 5. Рекомендации по организации и рациональному промыслу минтая;
- выводы; список работ, опубликованных по теме диссертации.

Материал и методы. В основу работы положены материалы, полученные автором лично на научно-исследовательских и промысловых судах в более чем 20 морских экспедициях в Японском, Охотском морях и Тихом океане у Курильских островов в 1963 – 1997 годах. Кроме того, привлечены материалы, собранные по минтаю сотрудниками СахНИРО и ТИНРО, в обработке и анализе которых автор принимала непосредственное участие. Исследованиями

оквачены все сезоны года. В рейсах были получены значительные по объему данные, составляющие тысячи тралений, иктиопланктонных станций, десятки тысяч промеренных и вскрытых особей, результаты анализа которых в процессе исследований привлекались для выяснения пространственного и количественного распределения, мест нереста, состава, структуры скоплений, биологического состояния минтая. Для анализа морфологических особенностей минтая использованы результаты промеров более 1000 рыб сходного размера, собранных в один и тот же нерестовый сезон. Такие наблюдения проведены в течение двух лет. Обработка материалов проводилась методами многомерной статистики. Для изучения характера созревания ооцитов, продолжительности, особенностей нереста использовали методы гистологического анализа, просмотрев гонады 110 самок, собранных в различные сезоны.

Данные по промышленному вылову иностранным флотом получены из публикации (Tsuij, 1989) и на российско-японских совещаниях ученых (в рамках Российско-Японской комиссии по рыболовству), в работе которых автор принимала участие.

Методы, использованные при сборе данных в полевых условиях, способы обработки являются широко распространенными (Расс, Горбунова, 1959; Горбунова, 1959; Расс, 1964; Никольский, 1965; Правдин, 1966; Бивертон и Холт; 1969; Засосов, 1976; Риккер, 1979).

Задача расчета циркуляции в верхних слоях воды в Охотском море была поставлена автором в связи с проблемой изучения особенностей воспроизводства минтая. Икра и личинки минтая с точки зрения физики океана являются пассивной примесью, и в силу особенностей, свойственных виду, развиваются преимущественно в верхних слоях воды. Существующее представление о циркуляции вод в Охотском море носит климатический, среднемноголетний характер и относится к теплому периоду года. Вопросы, связанные с расчетом циркуляции и влияние ее на дрейф икры и личинок минтая, решены совместно с сотрудниками Ленинградского гидрометеорологического института к.г.н. А.С.Аверкиевым, к. ф-м.н. М.И.Масловским, д.г.н. Ю.В.Сустановым. Методика решения вопроса подробно описана в специальной работе (Зверькова, Аверкиев, Масловский, Сустанов, 1991).

Основой данной работы являются материалы, опубликованные автором лично. Часть работ выполнена и опубликована совместно с Г.А.Октябрьским, А.С.Аверкиевым, М.И.Масловским, Ю.Н.Сустановым и другими.

ГЛАВА 1. ПОПУЛЯЦИОННЫЙ СОСТАВ МИНТАЯ

В современной биологии достаточно прочно утвердились представление о том, что управление живыми ресурсами может быть основано только на надежных знаниях о популяционной организации вида, а единицей управления должна быть популяция. При этом

«альтернативы популяционному управлению эксплуатируемыми живыми ресурсами нет» (Яблоков, 1987)

Несмотря на чрезвычайно большое значение минтая, как промыслового объекта, представление о его популяционном составе как в пределах ареала, так и в рассматриваемой его части, до сих пор оставалось весьма противоречивым. Особенно это относится к Охотскому морю, основному району промысла этой рыбы для российских рыбаков.

Так, по мнению В.В.Пушникова (1982), Г.Д.Флусовой, Л.В.Богданова (1986) число популяций в Охотском море может составлять 5-7. Н.С.Фадеев (1985, 1986) выделял в Охотском море три «стада» – восточноохотоморское, восточносахалинское и североохотоморское со «сложной внутренней структурой».

В результате исследований автора установлено, что в Охотском море к северу от 50° с.ш. существует одна крупная популяция минтая (Зверькова, 1981; 1982). Относительно изолированная от нее пространством, популяционная группировка минтая населяет южную часть Охотского моря. Выводы автора о популяционном составе минтая в Охотском море в основном были подтверждены последующими исследованиями (Темных, 1990; Шунтов и др. 1993).

В книге В.П.Шунтова с соавторами (1993) сделан критический обзор имеющихся работ о популяционном составе минтая, с основными положениями которого нельзя не согласиться. Дополнительно отметим следующее. Сторонники существования многочисленных популяций минтая, выделяемых в Охотском, Японском морях, а также Тихом океане у побережий Южных Курил – Хоккайдо и других районах, представляют факт их существования без объяснений характера изолирующих механизмов, без анализа функциональной структуры ареалов «популяций», как правило, лишь на основании определенных различий по некоторым признакам или привязке «популяции» к одному из мест нереста (Ogata, 1959; Jwata, 1976; Jwata, Numachi, 1979; Вышегородцев, 1981; Пушников, 1982; Флусова, Богданов, 1986 и др.). Такой подход не объясняет, как эволюционно могла сформироваться и сохраниться популяционная общность особей, относительно изолированная от других, способная в течение длительного существования к самовоспроизведению.

Позиция автора по вопросу популяционного состава минтая формировалась с учетом особенностей, свойственных виду, выявленных при анализе большого фактического материала, а также имеющихся литературных данных. Теоретической основой исследований служили представления о популяции как «самовоспроизводящейся группе особей одного вида, на протяжении эволюционного длительного времени населяющих определенное пространство и образующих самостоятельную генетическую систему и формирующую собственное

экологическое гиперпространство» (Яблоков, 1987). Таким образом, неотделимыми свойствами популяции являются самовоспроизводимость, преимущественно внутригрупповой обмен генами и наличие уникальной экологической ниши (Глубоковский, 1995).

Очевидно, что минтай характеризуется рядом особенностей, которые необходимо учитывать при анализе его популяционного состава, чтобы понять закономерности формирования в процессе эволюции относительно изолированных, способных к самовоспроизведению группировок этого вида.

Отметим основные из них:

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

При наличии указанных свойств (1, 2) несомненно весьма важное значение в воспроизведстве минтая имеют течения, и образование популяций в процессе эволюции могло произойти в таких условиях, где приспособление к расселению реализовалось успешно. При успешном расселении, т.е. более высокой выживаемости вида, обеспечивающей его непрерывное самовоспроизведение в течение достаточно длительного времени, формировалась популяция в экологической нише, являющейся для нее уникальной.

Далее. Очевидно, что эмбриональное и постэмбриональное развитие минтая при длительном процессе нереста и продолжительной планктонной стадии, протекающих в заметно меняющихся условиях зимнего и весеннего сезонов, обусловили формирование относительного разнообразия фенотипических признаков и способствовали выработке в процессе эволюции значительный экологической пластичности вида.

Кроме того, высокая миграционная активность минтая, являющаяся также приспособлением к активному освоению кормовых ресурсов обширных районов, в сочетании с экологической пластичностью свидетельствует, что значимым фактором изоляции между популяциями может быть изоляция пространством, т.е. удаленность друг от друга репродукционных ареалов самовоспроизводящихся группировок, но внутри макрогруппы, даже при значительности занимаемой ею площади, реален обмен генами.

При весьма широком распределении в нагульный период перед нерестом половозрелый минтай локализуется на заметно меньшей площади и в определенных районах. В северной части Охотского моря (к северу от 50° с.ш.) в декабре-феврале он населяет практически единий

район скопления минтая вдоль западного побережья Камчатки над глубинами 300-700 м простираются на глубоководным желобом у входа в залив Шелихова до 59° с.ш. и по присаловой части – над впадиной ТИНРО и к юго-западу от нее до 54-55° с.ш. (Зверькова, 1988).

В южной части Охотского моря плотные зимние скопления минтая, пространственно разобщенные от вышеуказанных северных, образуются в Кунаширском проливе и примыкающей к нему акватории.

В Японском море пространственная разобщенность половозрелых рыб также отчетливо проявляется в период, предшествующий нересту: скопления минтая образуются в юго-западной и северо-восточной его частях.

В Охотском море к северу от 50° с.ш. обитает крупная единая североохотоморская популяция, являющаяся самовоспроизводящейся внутривидовой группировкой минтая, единицей приспособления и эволюции (Зверькова, 1981). Район обитания этой популяции располагается в системе циклонического макрокруговорота, образуемого потоком относительно теплых тихоокеанских вод – Западнокамчатского, его продолжения – Срединного течения и холодного Восточно-Сахалинского течения.

В результате моделирования (Зверькова, Аверкиев и др., 1991; 1994) показана уникальность экологической ниши минтая, в условиях которой существует и воспроизводится его североохотоморская популяция. При взаимодействии макросистем планетарного масштаба – Алеутский минимум – Сибирский максимум – в Охотском море к северу от 50° с.ш. под влиянием господствующих ветров в весенний период, т.е. время нереста и расселения ранних стадий вида, формируется обширный циклонический круговорот (рис. 1). Учитывая наличие в онтогенезе минтая длительной планктонной стадии, можно предположить, что условия среды в системе действующей сезонной циркуляции являются благоприятными для воспроизведения вида, а дрейф икры и личинок происходит преимущественно в зоне ее влияния. При существовании показанных условий рассматриваемая группировка минтая в процессе эволюции оказалась относительно изолированной и это способствовало формированию особого, свойственного ей, генофонда.

Условия среды здесь достаточно благоприятны для жизнедеятельности минтая: расселение его в период раннего онтогенеза существующей системой постоянных и сезонных течений ограничивается северной частью Охотского моря, одним из высокопродуктивных районов Мирового океана, где обеспечены условия для выживания, успешного развития и роста минтая на этапе раннего онтогенеза, а также нагула взрослых особей.

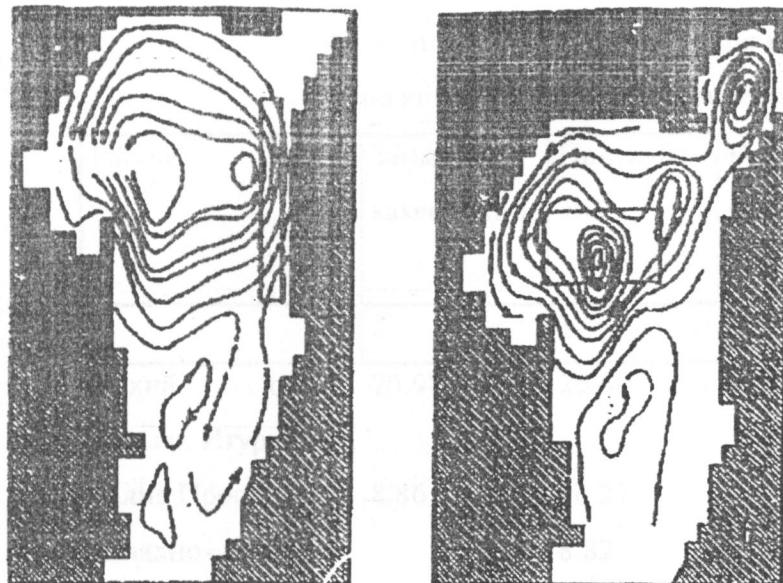


Рис.1 Вероятная схема течений (среднемноголетняя) в верхнем перемешанном слое и районы нереста минтая

а - в марте; б - мае.

В процессе эволюционного развития вида и его адаптации к условиям среды в северной части Охотского моря сформировалась значительная (вторая после восточноберингоморской) по количеству составляющих ее особей, занимаемой площади и продуктивности популяция минтая. Для функционирования столь крупной популяции, особи, ее составляющие, осваивают в период нереста значительную акваторию моря – от Западной Камчатки до северных, северо-западных его районов, во время нагула взрослые рыбы – практически всю площадь моря, включая и центральную глубоководную часть его.

Анализ фенотипических признаков у сходных по длине тела особей, собранных в различных районах Охотского моря и тихookeанского побережья Южных Курил в один и тот же нерестовый сезон, свидетельствует об их значительной разнокачественности. С помощью методов многомерной статистики (Андреев, 1980) обильную цифровую информацию о результатах измерений 26 признаков у минтая из 5 районов удалось свести к 10 числовым значениям матрицы и сравнить выборки по всему комплексу признаков (табл.1).

Наибольшие различия по комплексу морфометрических признаков существуют между минтаем из северных районов Охотского моря и Тихого океана (воды о. Итуруп). Кроме того, рыбы этих районов различаются и по числу позвонков - на 1-15 - и эта закономерность проявляется устойчиво у молодых и взрослых особей (Зверькова, Сафонова, 1986).

Южную часть Охотского моря населяет группировка минтая, которую мы квалифицируем как популяцию, - южноохотоморская (южнокурильская). Воспроизводство этой популяции приурочено к трансформированным водам течения Соя. Основной поток этого течения

Таблица 1

Уровень различий (дивергенция Кульбака) минтая
по комплексу морфометрических признаков

Район	Западно-камчатский	Притауйский	Восточно-сахалинский	Залив Простор
1	2	3	4	5
Тихий океан, воды о. Итуруп	20.98	25.50	16.24	6.81
Залив Простор	8.86	16.27	10.33	
Западно-камчатский		8.82	5.74	
Притайский			4.47	

проходит вдоль побережья Хоккайдо от м. Соя до м. Сиретоко (Бобков, 1989). Продолжение основного потока течения начинается в районе м. Сиретоко и характеризует зону трансформации вод. Здесь формируются ветви течения Соя, из которых первая проникает в Южно-Курильский пролив. Вторая ветвь вдоль острова Кунашир достигает пролива Екатерины. Одна из ветвей течения, являясь естественным продолжением потока, движется на северо-восток вдоль охотоморского побережья о. Итуруп. Репродуктивная часть ареала южноохотоморской (южнокурильской) популяции минтая располагается преимущественно в Кунаширском проливе, где в период нереста наблюдаются значительные концентрации икры – 100 тыс. шт./м² (Miyake et al, 1993). В меньших масштабах нерест минтая бывает в примыкающих к Кунаширскому проливу районах – у охотоморского и океанского побережья островов Кунашир – Итуруп. В струях ветвей течения Соя расселение икры и личинок минтая происходит в границах уникальной экологической ниши южноохотоморской (южнокурильской) популяции – в Южно-Курильский пролив, вдоль охотоморского побережья островов Кунашир – Итуруп и через проливы Екатерины и Фриза – к тихоокеанскому побережью названных островов.

Группировка минтая, обособленная от южноохотоморской (южнокурильской) популяции, известна у южного побережья Хоккайдо с центром в Вулканическом заливе. Воспроизводство минтая происходит в ветви Цусимского течения, поступающего из Японского моря через Сангарский пролив. Максимальные концентрации икры – до 10 тыс. шт./м² – отмечаются в Вулканическом заливе (Symposium of Alaska pollack, 1971).

Восточную часть Японского моря у Сахалина и Хоккайдо населяет северояпономорская популяция минтая. Район ее воспроизводства приурочен к трансформированным водам Цусимского течения (Зверькова, 1971). Расселение икры и личинок происходит как в районах моря, прилежащих к названным островам, так и в направлении основного потока течения.

Популяцию, как биологическую систему, характеризует ряд признаков, и прежде всего, структурированность и подразделенность. Естественно, что каждая из популяций имеет вышеназванные свойства, т.е. сложную внутреннюю структуру и внутрипопуляционные группы. С точки зрения эволюционного развития это наиболее эффективная структура, т.к. «если условия меняются, то популяция, как целое, с ее разнообразными и гибкими подгруппами окажется в состоянии приспособиться к ситуации, избежав вымирания» (Ли, 1978). В нашем представлении каждая популяция минтая характеризуется наличием внутрипопуляционных групп (Зверькова, 1981). Для минтая, имеющего длительный нерест и, наряду с этим, высокую миграционную активность, наиболее вероятна относительная изоляция внутрипопуляционных групп во времени, когда особи, размножающиеся, к примеру, в январе и апреле не могут скреститься друг с другом. Так, в североохотоморской популяции особи, начинающие нерест в марте, завершают его в апреле, но процесс нереста продолжается еще и в мае-июне. Аналогична ситуация в южноохотоморской (южнокурильской) популяции: минтай, нерестящийся в январе, завершит его в феврале, но процесс нереста в популяции продолжается до апреля включительно.

Таким образом, для популяций минтая предлагается модель «температурной изоляции». Среди известных моделей она близка к модели «изоляция расстоянием» (Wright, 1943), когда скрещивание особей ограничено соседством («окрестностью»), так что отдаленные особи не могут скреститься друг с другом. Модель популяций минтая «температурной изоляции», очевидно, является одной из разновидностей известной модели Райта.

Изолированность и уникальность,ственные любой популяции, характерны и для популяций минтая. История жизни каждой из них продолжается в условиях относительной изоляции в экологической нише постоянных и сезонных течений, существующих для североохотоморской – в северной части Охотского моря, южноохотоморской (южнокурильской) – в южной его части, для северояпономорской – в северной части Японского моря. Вместе с тем, в каждую из популяций существует поток мигрантов из других популяций и таким способом поддерживается и сохраняется целостность вида.

Целостность и динамичность – неотъемлемые свойства каждой популяции, проявляющиеся, к примеру, при периодических изменениях численности. Так, при снижении численности минтая динамично изменяется граница репродуктивного, да и нагульного ареалов

и в этом случае популяция реагирует как целостная система. При снижении численности североохотоморской популяции признаки его проявились по всему ареалу популяции, в том числе, в «сжатии» репродуктивного ареала, смещении границ его к востоку, уменьшении плотности скоплений рыб (Зверькова, 1987, Шунтов, 1998). Аналогичная реакция южноохотоморской (южнокурильской) популяции как динамичного и целостного образования отмечена при снижении численности в начале девяностых годов уменьшением биомассы как половозрелых рыб (в Кунаширском проливе) так и молоди (у тихоокеанского побережья о. Итуруп).

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

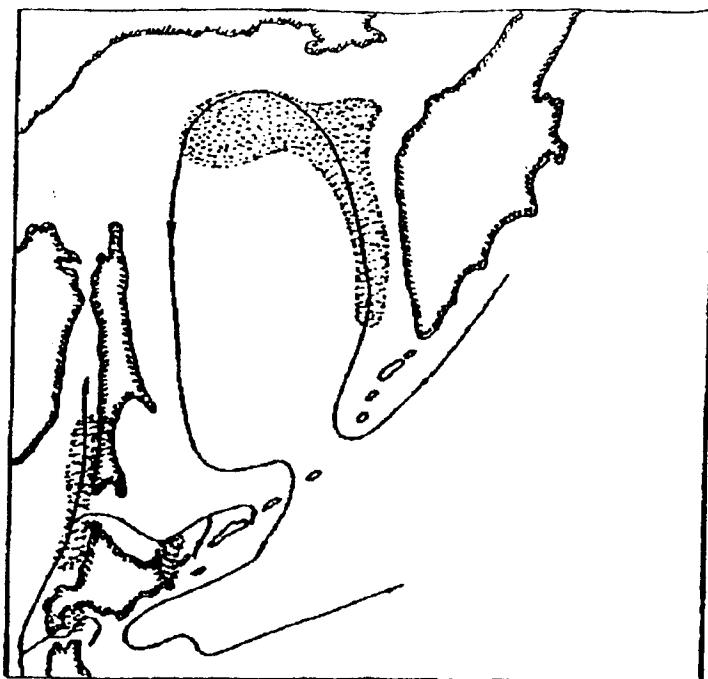


Рис.2 Генерализованная схема течений и центры воспроизводства популяций минтая.

Их воспроизведение с реализацией потенциальных возможностей нереста и расселения происходит в системах постоянных и сезонных течений, существующих в каждом из рассматриваемых районов обитания популяций и являющихся для каждой из них уникальной экологической нишей, в которой в процессе эволюции формировалась популяционная общность вида. Крупная североохотоморская популяция сформировалась в наиболее благоприятных для вида условиях высокопродуктивной зоны Мирового океана – северной части Охотского моря. Здесь под влиянием постоянных и усиленных в период воспроизведения популяции сезонных течений того же знака, образуется обширный, относительно замкнутый район.

Каряда с одной из наиболее крупных в ареале вида – североохотоморской, существуют заметно меньшие по численности и объему воспроизводства популяции в южной части Охотского моря – южноохотоморская (южнокурильская), у тихоокеанского побережья Хоккайдо – южнохоккайдская и в северной части Японского моря и Татарском проливе – северояпономорская.

ГЛАВА 2. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА АРЕАЛА МИНТАЯ

Крупномасштабные ихтиопланктонные съемки, выполняемые 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 присаловыми участками. Широкое пространственное распределение икры неоспоримо свидетельствует о разносе 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 (Темных, 1990; 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 наблюдается в заливе Терпения и у Курильских островов. Вместе с тем, в южной части моря плотные скопления икры минтая бывают в зимний период – январе-марте (Yoshida, 1989) 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./ m^2 (Зверькова, 1969). Полностью завершается формирование района воспроизводства популяции в июне, когда завершается нерест (рис. 3).

Детальное изучение пространственного распределения икры и личинок минтая северохотоморской популяции показало, что район её воспроизводства включает обширную площадь между 51° и 59° с.ш., 156° и 143° в.д. (Зверькова, 1987) Относительно низкие температуры воды, при которых происходит развитие икры и личинок в марте-мае - от минус 15 до 1.7° 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.

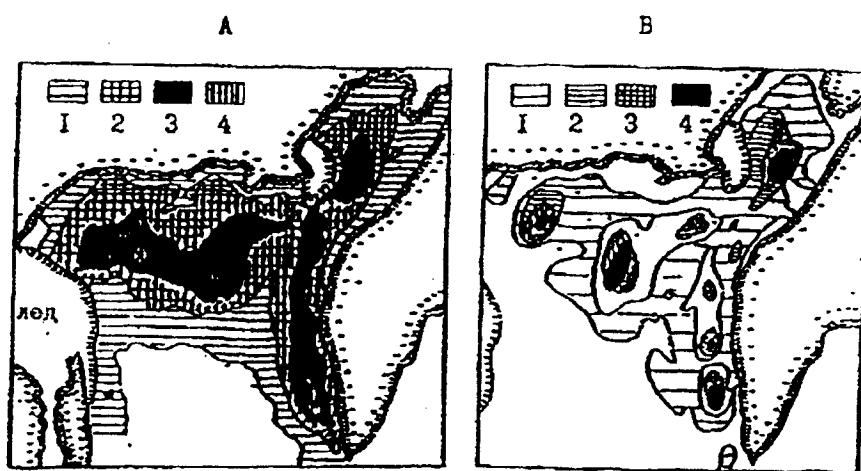


Рис.3 Район воспроизводства северохотоморской популяции минтая (1984г.)

А - распределение икры всех стадий развития и личинок, шт/м²

1 - 1-100; 2 - 101-1000; 3 - 1001-10000; 4 - более 10000

В - распределение икры IV стадии развития, шт/м²

1 - 1-100; 2 - 101-500; 3 - 501-1000; 4 - 1001-10000

Район воспроизводства северной популяции минтая имеет достаточно четкие границы и основная масса икры и личинок развивается в шельфовой зоне. Существенное снижение плотности икры в западной части моря у побережья Сахалина, в открытых глубоководных районах моря и у северных Курильских островов позволяет считать эти районы границами области 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 контурами района воспроизводства северохотоморской популяции минтая

(см. рис. 1) Наличие высокоглотовых концентраций икры и личинок свидетельствует о влиянии еще и локальных круговоротов, существующих внутри обширного района воспроизводства

Несмотря на относительную обособленность района воспроизводства северохоктомуской популяции минтая 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 межгодовых особенностях циркуляции вод, наблюдавшихся 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, 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 (Фадеев, Сучкова, 1987; 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 с соавторами (1993), в 1986 г. значительное количество сеголеток, в отличие от предыдущего года, отмечено, наряду с восточной, и в западной, северо-западной части моря.

Кроме того, в том же 1985 г., 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 в юго-западном направлении к 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 в Охотском море широкое распространение (Зверькова, Сафонова, 1986). Однако наиболее крупные концентрации молодых рыб северохоктомуской популяции населяют северохоктомуской и западнокамчатский шельфы. Так, при съемках в 1984-1988 гг. в северо-восточной части моря учитывалось 65-98% общего количества рыб с длиной тела до 30 см (Шунтов и др. 1993).

90 Ге

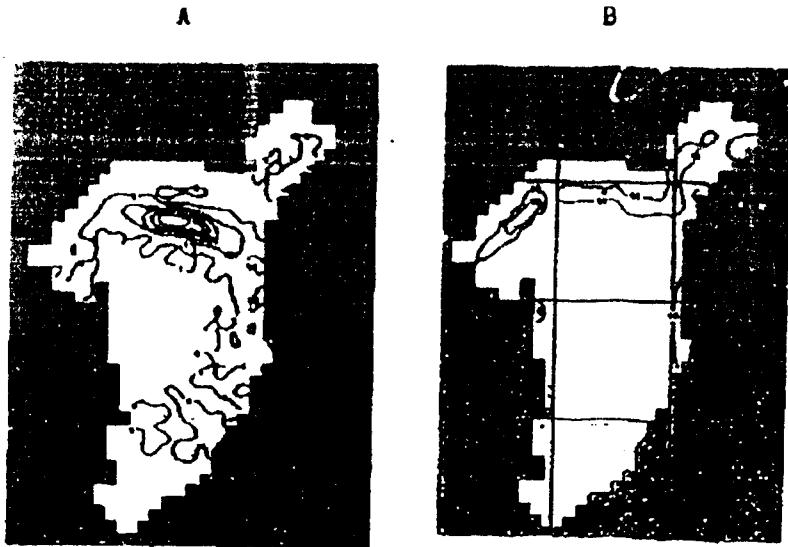


Рис.4 Результаты моделирования распределения икры и личинок минтая (цифры означают плотность распределения икры и личинок в относительных единицах)

А - состояние к июню 1985 г.

В - состояние к июлю 1986 г.

Для североохотоморской популяции известны несколько довольно постоянных районов нагула взрослых рыб: западнокамчатский, залив Шелихова, Притауйский, банка Кашеварова, Охотско-айянский, восточно- сахалинский (Зверькова, 1981; 1987; 1988; Фадеев, Сучкова, 1987). При этом в восточной части Охотского моря в летний период нагуливается до 55% общей биомассы рыб (Темных, 1990), тогда как на остальные районы, включая глубоководные, приходится менее половины.

По результатам мечения неоднократно прослежены миграции минтая после летнего откорма в западной, северо-западной части моря в восточную, к побережью Западной Камчатки (Зверькова, 1981; Пушников, 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 смешаются 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.

В декабре-январе минтай концентрируется в восточной части моря вдоль побережья западной Камчатки на север до 59° с.ш., по присаловой зоне скопления продолжаются над впадиной ТИНО 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, солености 33.5 - $34^{\circ}/\text{oo}$.

Центр воспроизводства южноохотоморской (южнокурильской) популяции минтая располагается в Кунаширском проливе, где образуются плотные концентрации производителей и обнаружены наиболее значительные скопления развивающейся икры. Количество икринок на станции в период массового нереста может достигать здесь 74 - 100 тыс. шт./ м^2 (Yoshida, 1989; Miyake et al, 1993). Нерест минтая 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, и невозможности выполнения экспедиционных работ 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 Южных Курильских островов - количество икринок составляло 500 - 1000 шт./ м^2 . (Зверькова, Пушников, 1980). Вдоль охотоморского побережья Южных Курил скопления икры - до 1000 шт./ м^2 - имеются у о. Итуруп в заливе Простор. Здесь же в первой декаде мая уловы минтая состоят 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./ м^2 . В январе-марте скоплений икры минтая в этом районе практически нет, отмечаются лишь единичные попадания. К северу от широты Кунаширского пролива уловы икры в весенний период обычно составляют 50 - 100 шт., в отдельные годы - до 2000 шт./ м^2 - отмечали в заливе Терпения (Зверькова, Пушников, 1980; Зверькова и др. 1985). При этом икра, как правило, бывает на ранних стадиях развития - I - II. (Зверькова и др., 1985). Личинки минтая в апреле отлавливаются к северу, северо-востоку от Кунаширского пролива - $44^{\circ}50$ - $45^{\circ}50$ с.ш., $145^{\circ}30$ - $147^{\circ}40$ в.д. (Зверькова, Пушников, 1980). Количество их достигает 20 шт./лов, а длина тела составляет 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 $5.8 \cdot 10^{13}$

штук (Miyake et al., 1993), тогда как, например, с тихоокеанской стороны Южных Курил на два порядка меньше $5 \cdot 10^{11}$ (Смирнов, 1987). Вместе с тем, существенное увеличение плотности концентраций икры в Кунаширском проливе в период массового нереста в 1985 г. - до 100 тыс шт./ m^2 отразилось и на заметном увеличении ее плотности в районе Южных Курил. Общее количество учтенной икры достигло здесь $34.6 \cdot 10^{11}$ штук (Смирнов, 1987), т.е. на порядок выше, чем в предыдущие годы. Концентрации сеголеток обнаружены в Кунаширском проливе и особенно плотные - у охотоморского побережья в заливе Простор - до 20 тыс. шт. на лов (Шунтов и др., 1993).

Основной район роста молоди минтая южноохотоморской (южнокурильской) популяции в возрасте 1+, 2+, 3+ 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, в центральной глубоководной котловине. «Северные» миграции минтая для нагула и обратно, к югу, после откорма, прослежены по результатам мечения (Yosnida, 1979; Tsuji, 1989).

В водах тихоокеанского побережья Хоккайдо основной район воспроизводства минтая располагается в Вулканическом заливе, где отмечаются наиболее плотные концентрации икры. По данным S. Tsuji (1989), объектом промысла в этом районе являются взрослые рыбы в период с октября по март, когда они образуют пред- и нерестовые скопления. Соответственно направлению основного потока ветви Цусимского течения часть икры и личинок, наряду с развитием в Вулканическом заливе, может дрейфовать на северо-восток к м. Эримо и затем 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 также 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, Хоккайдо и Сахалина между $43^{\circ} 30'$ с.ш. и 50° с.ш.

Гидрологический режим этого 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 Исикири ($43^{\circ}30'$ с.ш.) до юго-западного Сахалина - $47^{\circ}40'$ с.ш. Весенний нерест характерен для вод Сахалина и происходит 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 $47^{\circ}40'$ с.ш. Максимальное количество икринок составляет 2000 шт./ m^2 (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./ m^2 (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 течением Соя часть икры и личинок может дрейфовать через пролив Лаперуз в Охотское море. Репродуктивный ареал северояпономорской популяции четко дифференцирован в пространстве от района воспроизводства другой популяции, населяющей западную и юго-западную части Японского моря – заливы Корейский и Петра Великого, хотя после нереста рыбы способны к широким перемещениям за пределы указанных заливов.

Районы роста и развития молоди минтая северояпономорской популяции находятся в основном в Татарском проливе, а также у Хоккайдо. В нагульный период взрослые рыбы населяют воды Татарского пролива как у Сахалина, так и материка, мигрируют в открытые воды Японского моря. Как и в Охотском море, часть рыб нагуливается в глубоководной котловине в центральной части моря, в том числе, в зоне субарктического фронта (Maeda et al., 1989; Шунтов и др. 1993). Установлены также миграции этого минтая в юго-западную часть Охотского моря. По окончании периода откорма рыба концентрируется в присаловой 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 в период нагула, локализации районов обитания молодых особей, в рассматриваемой части ареала существует достаточно четкая система, отражающая популяционный состав и характер позитивных связей внутри вида.

• В Охотском море к северу от 56° сш осуществляется воспроизводство североохотоморской популяции минтая. Воспроизводство происходит в обширном циклоническом круговороте, образуемом постоянными течениями в море, и усиленного сезонными циркуляциями в поверхностных слоях за счет атмосферных процессов в макросистеме Алеутский минимум - Сибирский максимум. Воспроизводство этой популяции осуществляется в относительно замкнутой системе течений в высокопродуктивном районе, что обеспечивает благоприятные условия для жизнедеятельности и существования одной из наиболее крупных популяций вида. Под влиянием межгодовых изменений атмосферных процессов и изменяющейся в связи с этим циркуляцией вод в пределах 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. Таким способом происходит обмен генами между популяциями. При этом, в соответствии с направлением дрейфа, приток особей североохотоморской популяции наиболее вероятен в южную часть Охотского моря - в южноохотоморскую (южнокурильскую) популяцию.

Что касается популяций, населяющих южную часть Охотского моря, тихоокеанское побережье Хоккайдо и северную часть Японского моря, 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 и Оия-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.

ГЛАВА 3. БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МИНТАЯ

Анализ биологических особенностей минтая, вида в эволюционном плане, несомненно, процветающего, дает возможность понять характер и уровень его адаптации к условиями среды в различных частях ареала. Ниже рассмотрен ряд биологических особенностей минтая.

Характер, условия нереста. Н.И.Горбунова, с 1954 года изучавшая размножение и развитие минтая, характеризовала его нерест как порционный. Автором доклада 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: прототрофоплазматического 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, ооциты 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 – созревания, 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(Рис.5). 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 единовременно. Очевидно, что икрометание также происходит не единовременно, а несколько раз и созревающие ооциты фазы F свободно вытекают из яичника. Таким образом, для минтая характерен синхронный тип развития ооцитов и многоразовый в течение нерестового сезона нерест каждой особи. Вывод о характере нереста минтая подтвержден более поздними хорошо поставленными экспериментальными работами Я.Сакураи (1989; 1993). В эксперименте Сакураи 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 ноябре-мае, в южной части Охотского моря - январе-апреле, в северной части Охотского моря - в марте-июне (Зверькова, 1980), в заливе Вулканическом - в декабре-марте (Nakatani, Maeda, 1993).

Таблица 2
Состояние яичников и характеристика ооцитов минтая

Длина рыбы, см	Масса яичника, г	Гонадо- соматический 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

Являясь умеренно-холодноводным видом, минтай в границах огромного ареала размножается в пределах довольно узкого интервала температур - от - 0.5 до 4.0° С. При этом, нерест как в южной части ареала - Корейском заливе, так и в 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 показан на примере северной части Японского моря (Зверькова, 1971). 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 1.8°C на севере в Охотском море до $7-10^{\circ}\text{C}$ 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.

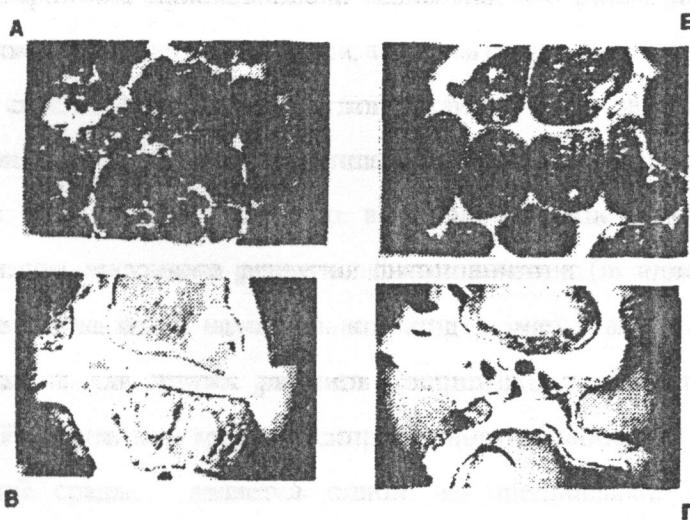


Рис.5 Состав ооцитов в яичниках минтая в процессе созревания

- а - III стадия зрелости; б - IV стадия зрелости;
- в - IV-V стадия зрелости; г - V-VI стадия зрелости.

В границах района обитания одной популяции время выклева личинок может заметно различаться. Так, по нашим наблюдениям в северной части Японского моря, в заливе Исикири, в местах скопления икры температура воды в поверхностном слое в прибрежных районах в струе Цусимского течения в конце февраля составляла $4-6^{\circ}\text{C}$, 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 $0-2^{\circ}\text{C}$, вместе с тем, мористее, где развивалась икра, температура составляла до 5°C (Зверькова, 1971). Заметно различаются условия эмбриогенеза минтая и в течение периода нереста. В Охотском море в местах нереста минтая североохотоморской популяции температура воды в поверхностных слоях в марте составляет минус $1.5 - 0.5^{\circ}\text{C}$, в апреле - минус $2.0 - 0.5^{\circ}\text{C}$, в мае -

(0,5-3,0°C (Зверькова, 1969, 1987). Значительный диапазон температуры развития минтая в границах популяции на этапе раннего онтогенеза 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, 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 экологической ниши, в условиях которой популяция формировалась в процессе эволюции и к которой она приспособлена. Известно, что циклы развития морских животных, имеющих планктонную стадию в развитии, в целом сопряжены с фенологическими явлениями и появлением на свет их основных объектов питания. Такая связь установлена и для минтая, потребляющего на стадии личинки фитопланктон, яйца и науплии копепод. Так, в северной части Японского моря время массового выклева личинок минтая у западного Сахалина совпадает с периодом массового развития фитопланктона (в апреле) и временем появления наибольшего количества яиц и науплиев копепод (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 формирования исходной численности популяции и ее межгодовых флюктуаций.

Плодовитость. Плодовитость, как биологический показатель, характеризует воспроизводительную способность популяции, количество икринок, откладываемых рыбой, представляет начальную точку динамики поколения. Минтай относится к видам со средним уровнем плодовитости. В пределах видового ареала плодовитость наиболее значимых в воспроизводстве популяций 4-7 - летних особей составляет 90-500 тыс. икринок. Плодовитость популяций в границах ареала заметно различается. Так, в рассматриваемой нами части ареала минтая наиболее высокая плодовитость наблюдается у рыб южноохотоморской (южнокурильской) популяции. У особей с массой тела 400-450 г - она составляет 180-320 тыс. икринок. Для сходных значений массы тела плодовитость минтая северояпономорской популяции - 146-168 тыс. 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

(ко Жюкур-ильской) популяции естественная смертность 2-7 годовиков составляет 0,61-0,30, северояпономорской - 0,45-0,29, северохотоморской - 0,34-0,23. Т.е. наибольшие значения плодовитости характерны для популяций с большей естественной смертностью, и напротив - меньшим уровнем естественной смертности популяции соответствуют и меньшие значения плодовитости. Сопряженность изменения этих характеристик популяции характеризуют условия ее существования и очевидно, что для северохотоморской они являются наиболее благоприятными.

Вместе с тем, для минтая, как и других рыб, установлены межгодовые изменения плодовитости. 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 с более высокой численностью, 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 дают 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 даже при использовании одной и той же регистрирующей структуры, но обработанной по разному (целый отолит или разлом, прокаливание), могут получаться несравнимые результаты (McFarlane, Beamish, Zverkova, 1996). Ревизия существующих методов определения возраста и роста рыб привела канадских исследователей к мнению о значительно большей продолжительности жизни минтая, чем это представлялось ранее. Так, по их данным, продолжительность жизни минтая может достигать порядка 30 лет. Сведения о продолжительности жизни весьма важны для понимания особенностей динамики численности вида или популяции, т.к. в зависимости от этого изменяется коэффициент естественной смертности, а с учетом названного параметра популяции - способ управления запасом.

Таблица 3

Динамика плодовитости личинок различных по численности поколений

(- черноморская популяция, числитель - плодовитость тыс. штук, знаменатель - длина тела, см)

Год рождения	Возраст					Относит численность
	4	5	6	7	8	
1961	-	-	<u>214.0</u>	<u>310.0</u>	-	6.1
	36.5	40.2	43.1	47.2		
1962	-	<u>107.2</u>	<u>150.0</u>	<u>196.0</u>	-	11.4
	34.7	39.2	42.9	46.1		
1963	-	<u>102.0</u>	<u>147.0</u>	<u>227.0</u>	<u>250.0</u>	21.9
	35.7	38.9	42.7	48.0	49.3	
1964	<u>80.0</u>	<u>106.0</u>	<u>151.0</u>	<u>256.0</u>	-	9.5
	36.0	40.6	44.5	47.3		
1965	<u>134.0</u>	<u>222.0</u>	<u>240.0</u>	<u>294.0</u>	-	8.0
	36.6	41.6	44.6	48.3		
1966	<u>158.0</u>	<u>216.0</u>	<u>234.0</u>	-	-	6.7
	37.8	41.6	45.3			
1967	<u>170.0</u>	<u>186.0</u>	<u>193.5</u>	-	-	6.6
	36.1	42.7	45.2			
Среднее	<u>95.0</u>	<u>143.8</u>	<u>204.3</u>	<u>263.0</u>	<u>323.8</u>	9.96
	35.8	40.1	44.3	47.5	50.1	

В эксперименте установлено, что выклунувшиеся 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 и охотоморского побережья Южных Курил, т.е. принадлежащих южноохотоморской (южнокурильской) популяции. Так, годовики минтая в апреле в этом районе имеют среднюю длину тела 145 мм, массу - 17.5 г, тогда как в Охотском море, соответственно, 119 мм и 10 г (Зверькова, Сафонова, 1986). Вместе с тем, длительные периоды нереста и выклева личинок, свойственные минтаю, находят отражение в разнокачественности рыб по длине и массе тела. При этом у особей южноохотоморской

(южнокурильской) популяции колебания длины тела годовиков составляют 130-160 мм, массы 10-25 г, для минтая североохотоморской популяции, соответственно, - 90-140 мм и 5-15 г (Зверькова, Сафонова, 1986). Более интенсивный линейный и рост массы тела минтая южноохотоморской (южнокурильской) популяции характерен 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, Сафонова, 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 показатели 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 северояпономорской популяции составляет 13.5 лет, североохотоморской - 14.1 года, южноохотоморской - 11.6 года. 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, и продолжительность жизни вида, учитывая, что, к примеру, в Охотском море отмечены особи минтая до 90 см, может составлять свыше 30 лет, и этот вывод согласуется с последними фактическими оценками возраста (McFarlane, Beamish, Zverkova, 1996). Что касается продолжительности жизни минтая рассматриваемых популяций, то, по-видимому, она существенно меньше, судя по темпу линейного роста, у рыб южноохотоморской (южнокурильской) в сравнении с североохотоморской популяцией.

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 (табл. 3). Аналогичные наблюдения имеются по охотоморскому минтаяу (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 в начальный период промысловой эксплуатации, когда пресс промысла был минимальным, позволили установить, что в естественном состоянии в североохотоморской популяции минтая на нерестилищах доминируют самцы (Зверькова, 1969, Зверькова, Пушников, 1980). Это

обусловлено особенностями нереста, при которых самцы оплодотворяют икру нескольких самок, оставаясь дальше на нерестилищах.

Таблица 4

Линейный рост минтая

Район	Уравнение роста	Длина рыб в возрасте				
		3	4	5	6	7
Северная часть Японского моря	$Z_t = 62.4[(1 - e^{-0.19(t+0.4)})]$	29.6	35.4	40.1	43.9	47.1
Северная часть Охотского моря	$Z_t = 72.9 [(1 - e^{-0.1275(t + 1.1443)})]$	29.9	35.1	39.6	43.6	47.0
Южная часть Охотского моря и Тихий океан (Юж. Курилы)	$Z_t = 62 [(1 - e^{-0.282(t - 0.293)})]$	33.2	40.2	45.6	49.6	52.7

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 обычно 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 эксплуатации 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, раньше являющихся и 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, меньше их доля будет и на нерестилищах.

Естественная смертность. Одна из важнейших характеристик – показатель естественной смертности – для популяций морских рыб может быть получена в эксперименте или расчетным

путем 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 Хаман 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 северохотоморской 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 с низкими ее значениями - до -1.7°C (Зверькова, Пушников, 1980). При этом, основная масса икры - до 99% - имеет первую стадию развития. Вследствие значительной гибели 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 отражает 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 рыб, 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.

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

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 Чека 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 наблюденным, 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 происходит 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 южноохотоморской и северояпономорской популяций характерен более высокий уровень

естественной смертности. Естественная смертность и продолжительность жизни - сопряженные характеристики популяции. Как показано выше, большей продолжительностью жизни характеризуется минтай северохотоморской популяции, при меньшей естественной смертности, и, напротив, минтай южнохотоморской популяции отличается меньшей продолжительностью жизни при более высокой естественной смертности.

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

Питание. Качественный и количественный состав пищи минтая работами многих исследователей изучен достаточно основательно. Установлено, что личинки его после рассасывания желточного мешка питаются преимущественно ранними стадиями копепод и микроводорослями (Лубны - Герцык, 1962; Kamba, 1977; Kendal et al 1987; Nishiyama, Hirano, 1983; Nakatani, 1988 и др.). Сроки выклева личинок минтая и появления в массовых количествах фитопланктона и науплиев копепод сопряжены во времени и пространстве. Эта закономерность для минтая северной части Японского моря показана нами (Зверькова, 1977), и позже для этого же вида и по другим районам его обитания (Holdorson et al, 1989; Nakatani, Maeda, 1993). При длине тела около 70 мм происходит переход питания минтая на

крупноразмерные кормовые объекты и для сеголеток основной пищей уже являются эвфаузииды и холоподы (Долганова, 1986; Волков и др. 1990). Эти группы доминируют в питании вида в последующие годы жизни (Зверькова, Швецова 1971; Зверькова, Сафонова, 1987; Волков 1986; Волков и др. 1990). Вместе с тем, у крупных особей (более 60 см) отмечено преобладание в питании нектона, нектобентоса и бентоса (Микулич, 1949; 1954; Качина, Савичева, 1987; Шунтов и др. 1993). Годовой рацион минтая в Охотском море составляет до 189 млн. т (эвфаузииды – 45%, копеподы – 15%, амфиподы – 10%, сагитты – 5%, кальмары – 3%, рыбы – 8%, прочие – 14%), в Японском море – до 88 млн. т (Шунтов и др. 1993). Весьма впечатляющи оценки выедания собственной молоди: так в Охотском море по Н.П.Маркиной (1987) на каннибализм приходится 5.8 млн. т, по В.П. Шунтову – 0.6 млн. т (Шунтов и др. 1993).

Сходный характер питания молодых и взрослых рыб является одной из причин пространственной дифференциации особей различных размерных групп. Так, у рыб южноохотоморской (южнокурильской) популяции известен крупный, достаточно постоянный во времени и пространстве, район обитания молоди – рыб 1+ - 3+ лет, располагающийся у тихоокеанского побережья острова Итуруп. Взрослые рыбы населяют в период откорма преимущественно юго-западную часть моря. Аналогична ситуация и в североохотоморской популяции. Молодые особи населяют восточную, северо-восточную часть моря, тогда как взрослые расселяются практически по всему Охотскому морю. Подобная пространственная дифференциация районов обитания молодых и взрослых рыб является приспособлением к уменьшению напряженности пищевых отношений и способствует лучшей обеспеченности популяции в целом.

Анализ особенностей обмена веществ у минтая первых лет жизни показал, что самые низкие приrostы массы тела, траты на энергетический обмен и рационы наблюдаются у особей североохотоморской популяции (Зверькова, Сафонова, 1986). Увеличение значений отмеченных параметров происходит у минтая в более тепловодных районах – в тихоокеанском у Южных Курил и в восточной части Берингова моря. Вместе с тем, ассимилированная пища используется высокоэффективно в течение первого года жизни рыбами североохотоморской популяции – коэффициент использования усвоенной пищи наиболее высок по ареалу вида – 46.4 (Зверькова, Сафонова, 1986).

Рассмотрев ряд биологических особенностей минтая, подчеркнем следующее. Тип икрометания и характер нереста этого вида являются приспособлением к расселению появляющегося потомства. При синхронном росте ооцитов в период трофоплазматического роста, что характерно для единовременно нерестующих рыб, на завершающей фазе развития

вследствие гидратации объем и масса клеток в яичнике увеличивается и созревающие клетки увеличиваются самкой минтая многократно.

Процесс длительного нереста, свойственного каждой популяции минтая, икра и личинки разносятся существующими течениями, заполняя пространство той экологической ниши, в пределах которой популяция существует. Высокий уровень развития приспособления к расселению способствует освоению жизненного пространства популяции с его кормовыми ресурсами и обеспечивает снижение влияния фактора плотности на этапе раннего онтогенеза. На последующих этапах жизненного цикла при сходном характере питания молодых и взрослых особей уменьшение влияния фактора плотности и внутривидовой конкуренции происходит через пространственную дифференциацию районов нагула. Вместе с тем, внутрипопуляционные механизмы регулирования численности минтая реализуются через изменение плодовитости и интенсивности роста рыб.

В пределах рассмотренной части ареала наиболее высоким уровнем адаптации к условиям среды отличается минтай северохоккайдской популяции, имеющий большую продолжительность жизни и меньшую естественную смертность, чем популяции в северной части Японского моря и южнохоккайдская (южнокурильская).

ГЛАВА 4. ДИНАМИКА ЗАПАСОВ МИНТАЯ В СВЯЗИ С ВЛИЯНИЕМ ЕСТЕСТВЕННЫХ ФАКТОРОВ И ПРОМЫСЛА

Оценка величины промысловой части запаса охотоморской популяции выполнена двумя независимыми методами: с использованием виртуально-популяционного анализа (VPA) и по данным промысловой статистики на основе модели Шефера (Зверькова, 1990; Zverkova, 1993; Зверькова, Октябрьский, 1994; Zverkova, Oktyabrsky, 1996). По методу VPA динамика запаса проанализирована для 20 - летнего периода - с 1971 г., и по данным промысловой статистики для 14 лет, начиная с 1981 г. В течение имеющегося, статистически непродолжительного ряда наблюдений, отмечаются колебания величины запаса минтая (рис.6). Снижение уровня запаса наблюдалось с 1976 г. с минимумом его значения в 1979 г. (Зверькова, 1990; Zverkova, 1993).

Последовавший затем рост с начала восьмидесятых годов продолжался до 1984-1986 гг. 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 северохоккайдской популяции. К 1994 году биомасса промысловой части запаса (рыб с 5- 6 лет) уменьшилась по абсолютной величине с 5 в годы максимума до 3.2 млн. тонн. Процесс снижения биомассы и численности популяции

продолжается и в настоящее время. Независимые от наших исследований минтая, выполненные под руководством и при участии В.П.Шунтова, подтверждают факт заметного снижения биомассы северохоккеморской популяции (Шунтов, 1998). Так, по результатам учетной тралово-акустической съемки в 1997 г. биомасса половозрелых рыб составила 3-3,5 млн. тонн, что в 2,8 раза меньше, чем несколько лет назад (некоторые расхождения в оценке абсолютных значений биомассы обусловлены тем, что нами приводится биомасса рыб с 5-6 полных лет, т.е. полностью представленных в уловах, а у В.П.Шунтова – половозрелых особей, т.е. с 4-5 лет). Уменьшение запаса минтая заметно отражается на величине площади, структуре репродуктивного ареала и количестве воспроизводимой популяцией икры. Так, в 1984 г. при высокой численности популяции, в период нереста икра, 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 $29 \cdot 10^{13}$ 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 западного побережья Камчатки, в северных районах моря сколько-нибудь значительных скоплений икры и личинок не обнаружено. Количество икры, учченное в основном районе нереста у западной Камчатки, составило $6,3 \cdot 10^{13}$ 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 северохоккеморской 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 район лова существенно расширился за счет освоения акваторий, прилежащих к материковому

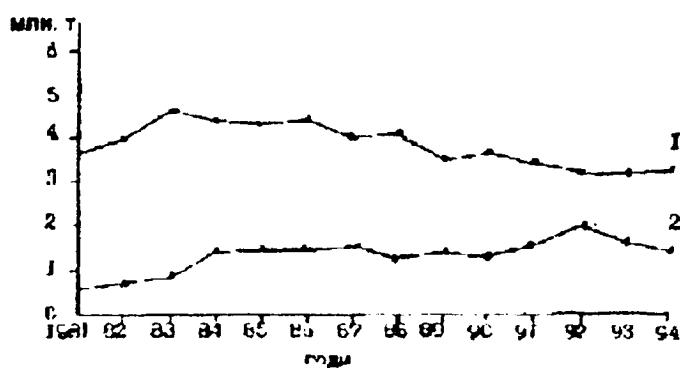


Рис. 6 Динамика запаса (1) и вылова (2) северохоккеморской популяции минтая

побережью - Притчайского, у острова Ионы и баки 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 достигал порядка 2 млн. тонн.

Являясь структурным элементом экосистемы, при всем многообразии связей внутри нее, любая популяция находится в равновесии со средой и численность ее не может увеличиваться бесконечно или уменьшиться до нуля. При этом наибольший естественный прирост продуцирует запас не максимальной, а некоторой промежуточной численности. При плотности запаса, близкой к максимальной, эффективность воспроизводства снижена и пополнение бывает ниже, чем при меньшей плотности. При ограниченности кормовой базы при большей величине запаса каждая рыба получает меньшее количество пищи.

С учетом этих позиций установлен ряд параметров североокотоморской популяции, позволивший одновременно оценить влияние промысла на величину запаса. Максимальная величина запаса популяции (рыб с 5-6 полных лет) может достигать 7 млн. тонн. В течение рассматриваемого, сравнительно непродолжительного по времени периода, североокотоморская популяция минтая максимальной величины запаса не достигала, но заметно приблизилась к нему в 1983-1984 гг. Величина оптимальной биомассы запаса составляет для промысловой части (рыб с 5-6 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, Oktyabrsky, 1996).

Максимальный улов в семидесятых годах был достигнут в период пика численности популяции в тот период. В годы относительно низкой численности - в 1977-1978 гг. - вылов выбирал до 40% из запаса. В годы высокой численности - восьмидесятые - биомасса минтая окотоморской популяции, составляла согласно расчетам по модели, до 5 млн. тонн (рис. 6).

По данным прямого учета при тралово-акустических съемках, общая биомасса минтая в этот же период достигала 10-15 млн. тонн (Шунтов и др. 1993). По мнению В.П.Шунтова, только потери от хищников составляли 3.2 млн. тонн ежегодно, из которых 0.35 тыс. тонн потребляли млекопитающие (Соболевский, 1983) и остальное - хищные рыбы и птицы. При этом на долю млекопитающих приходились преимущественно взрослые рыбы, а у остальных - молодь минтая. Промысел, изымавший в восьмидесятые годы до 1.5 млн. тонн в год, очевидно,

не оказывал отрицательного влияния на величину запаса популяции. Тем не менее, к концу 80-х годов тенденция снижения величины запаса северохотоморской популяции проявилась достаточно отчетливо и к 1994 г. биомасса ее достигла, по нашим оценкам, 3,2 млн. тонн (для рыб с 5-6 лет), по данным В.П.Шунтова, к 1997 г. 3-3,5 млн. тонн (для половозрелых особей) (Шунтов, 1998).

Изменения величины запаса популяции в шестидесятые, семидесятые годы происходили под влиянием естественных факторов. По этим же причинам происходит снижение запаса в девяностые годы.

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 именно в эти годы 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 годы появились малоурожайные поколения, что повлекло заметное снижение запаса, соответственно, в 1977-1979 гг. и к началу девяностых годов.

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

Оценки запаса минтая северояпономорской популяции получены на основании данных по промышленному 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. Однако в 1977 г. запас значительно уменьшился и в последующие годы колебался около средней величины 200 тыс. тонн (рис. 7).

Северояпономорская популяция минтая, населяющая часть Японского моря как в зоне России, так и зоне Японии, эксплуатируется японским и российским флотом, но с 1978 г. 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 вылов минтая уже к 1956 г. превысил 100 тыс. тонн. Максимальной величины вылов Японии в этом районе были 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 газами, используют яруса и жаберные сети. Лов минтая проводится с ноября по март, т.е. промышляют преднерестовые и нерестовые скопления.

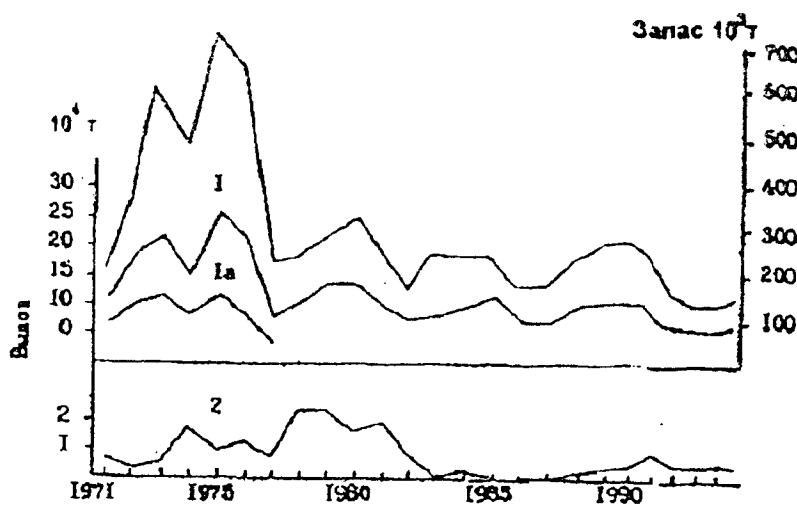


Рис.7 Динамика запаса и вылова минтая северояпономорской популяции

1 - вылов Японии, в том числе (1a) у берегов Сахалина

2 - вылов России

3 - запас

Наши исследования (Зверькова, 1975, 1979, 1981) показали, что интенсивность лова северояпономорской популяции высока, и естественно, за счет более интенсивного вылова флотом Японии. Коэффициент мгновенной промысловой смертности (F) этой рыбы в северной части Японского моря достиг 0.6 и более. Установлено (Зверькова, 1979; 1981), что продукционные возможности северояпономорской 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 (рис. 7). При установившемся в восьмидесяти - девяностые годы низком уровне запаса заметно изменилась продолжительность и интенсивность нереста минтая в зоне России (Zverkova, 1993). Так, в шестидесяти, семидесяти годы при «нормальной» и высокой численности популяции образование преднерестовых и нерестовых скоплений начиналось в ноябре-декабре, нерест продолжался до апреля-мая, плотность засева икрой в зимние месяцы - февраль-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 южноокотоморской популяции количество икры составляет $58 \cdot 10^{12}$ икринок. С учетом данных по смертности икры и личинок (Tsuiji, 1979; 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 южноокотоморской популяции в возрасте 1+ - 3+ лет составляла до 700 тыс. тонн. Наши расчеты неплохо согласуются с данными прямого учета молоди минтая при тралово-акустических съемках. Так, биомасса минтая с длиной тела до 30 см была оценена у тихоокеанского побережья Южных Курил в 750 тыс. тонн (Шунтов и др. 1986; Шунтов и др. 1993). Приведенные данные характеризуют масштаб воспроизводства южноокотоморской популяции и количество молодых рыб, на эксплуатации которых до недавнего времени 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 в районе Кунаширского пролива ведут 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. т 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. т. 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 составлял 300 тыс. тонн. Очевидно, что при высоконитенсивном промысле в конце 80-х годов вылавливали до 80% производителей, что нашло отражение на запасе популяции - значительном снижении ее численности. Последовавшее с начала девяностых годов существенное уменьшение количества молодых рыб у тихоокеанского побережья о. Итуруп

позвлекло 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 придти, принимая во внимание последовательный рост уловов производителей 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 (Tsuij, 1989). Обычно 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.

Показанные выше динамики запаса североохотоморского минтая и 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 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 того 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 формирующаяся в период воспроизведения сумма абиотических и биотических факторов являются основополагающими для выживаемости вида с длительной планктонной стадией развития. Подчеркнем еще раз условия, которые нам представляются определяющими для «нормального» воспроизведения минтая на примере североохотоморской популяции. Наряду с общей циклонической системой течений в Охотском море, наиболее выраженной в годы интенсивного поступления тихоокеанских вод, в условиях динамики атмосферной 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 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 $4.1 \cdot 10^{12}$ штук, численность же поколения 1987 г., для которого по результатам моделирования показан заметный вынос икры и личинок, - $3.1 \cdot 10^{12}$, т.е. в 13 раза меньше (Зверькова и др., 1994).

Урожайные поколения минтая в северной части Японского моря формируются в теплые годы, когда интенсивность Цусимского течения увеличивается и основной перенос икринок - личинок наблюдается 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 воспроизведения. 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).

Таким образом, в 70-80 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 в ареале 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 других популяциях в частности, северояпономорской и южноохотоморской.

70-80 гг. характеризовались усилением скорости вращения Земли, активизацией атмосферных процессов и связанным с ними усилением интенсивности течений. В этих условиях, усилился приток относительно теплых тихоокеанских вод на север Охотского моря (Западнокамчатское течение), в Японское море (Цусимское течение), в южную часть Охотского моря (течение Соя). В указанный период рост численности минтая обусловлен его более высокой выживаемостью. Для крупных популяций - североохотоморской, восточноберинговоморской - был характерен более продолжительный период высокой численности - до 10 лет. Что касается других популяций, менее крупных, например, северояпономорской, то здесь рост численности был непродолжительным.

Масштаб снижения численности будет также различным: у минтая североохотоморской популяции, более адаптированной к условиям среды, он оказывается меньшим, чем у популяций, уровень адаптации которых ниже, в частности, южноохотоморской (южнокурильской) и северояпономорской. Имеющиеся факты подтверждают это предположение. Так, уровень запаса минтая североохотоморской популяции уменьшился в сравнении с периодом максимума по разным оценкам в 1.5-3 раза. В то же время запас минтая южноохотоморской популяции снизился на порядок.

Процессы перестройки, происходящие при смене климато-океанологических периодов, отмечаются и в биоте моря в целом. Так, продукция морского зоопланктона в 1986-1988 гг. в восточной части Охотского 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). Наряду с уменьшением численности минтая происходит рост запасов сельди, отчетливо проявившийся в Охотском море. Заметен рост численности одноперых терпугов у Северных и Южных Курил, в Японском море. Общеизвестен факт крупномасштабного снижения численности сардины - иваси и увеличение численности японского анчоуса тихоокеанского кальмара и др.

Очевидно, что наступающий климато-океанологический период сопровождается явлением «смены видов». Считают, что с позиции эволюционного развития биологическая целесообразность смены видов, в том числе и среди рыб, имеет огромное значение для обеспечения их многообразия, устойчивости живых ресурсов в целом, в том числе и среди рыб

(Takahasi, 1982 Kawai, 1987) Механизм смены видов достаточно разнообразен и реализуется через влияние как биотических, так и абиотических факторов

Так, установлена роль хищного планктона, как решающего фактора снижения численности рыб у тихоокеанского побережья Японии (Kawai, 1987). 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., либо выеданием плотоядным мирного планктона и снижением кормовой обеспеченности личинок, молоди. Но процесс увеличения численности сельди, происходящий в Охотском море в период увеличения численности хищного планктона, ставит под сомнение масштаб его возможного влияния на численность рыб в северных дальневосточных морях.

Что касается минтая, то решающее значение на его численность при смене климато-океанологических периодов имеет комплекс следующих условий: характер атмосферной циркуляции – характер течений, - характер расселения – выживаемость.

ГЛАВА 5. РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ОРГАНИЗАЦИИ И РАЦИОНАЛЬНОМУ ПРОМЫСЛУ МИНТАЯ

Для эксплуатируемых промыслом популяций рыб наиболее важными параметрами, контролируемыми человеком, являются объем вылова, определяемый коэффициентом промысловой смертности, и возраст начала эксплуатации. Подробно влияние промысла на состояние запаса было рассмотрено автором 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 промысла также растут, пока популяция способна обеспечить прирост биомассы.

Для северояпономорской популяции рост уловов возможен, пока коэффициент промысловой смертности не достигает 0.6. При этом, темп роста уловов весьма заметен при F 0.2 - 0.3, при F 0.6 он практически прекращается, а при F больше 0.6 - снижается (таблица 7).

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 популяции 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 34%, т. е. $F = 0.4 - 0.5$ (Зверькова, 1981).

Таблица 7

Темп изменения интенсивности промысла и уловов минтая северояпономорской популяции

Показатели	Значения показателей										
	F	0.1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0
Убыль от промысла	от 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	

Массовое половое созревание минтая в северной части Японского моря происходит в возрасте 4 года при длине 35.4 см. К этому возрасту биомасса поколения близка к максимальной и эксплуатацию следует начинать при достижении 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 не значительным.

Крупномасштабный промысел молоди минтая у тихоокеанского побережья Южных Курил не влиял отрицательно на состояние запаса южноокитоморской (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 производственных свойств популяции. При относительно высокой естественной смертности рыб молодого возраста (1+ - 3+ лет) вылов мог составлять до 50% их биомассы. Вместе с тем, чрезмерный вылов производителей в конце 80 годов, достигший 80%

и к биомассы, резко снизил численность популяции. Чрезмерная промысловая эксплуатация минтая совпала с периодом естественного снижения численности 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). В наступивший период снижения запаса североохотоморской популяции величина вылова в абсолютных показателях будет, естественно, иной. Оценку величины промыслового запаса и ожидаемую величину пополнения необходимо определять уже наработанными современными и достаточно надежными методами при траловых, акустических и икорных съемках. При этом, по результатам акустической съемки необходимо получать оперативные данные по величине промыслового запаса минтая перед наступающей путиной. Учитывая, что в преднерестовый период - декабре-январе - рыба концентрируется достаточно компактно, съемку необходимо выполнять в указанные месяцы до начала массовой путинь и по результатам ее корректировать лимиты, выделяемые предприятиям.

Относительно высокий уровень адаптации минтая североохотоморской популяции позволяет считать, что возможное снижение биомассы запаса не превысит 3-х 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 0.8-0.9 млн. тонн в год.

ВЫВОДЫ

1. В пределах рассмотренной части ареала - Охотском море, северной части Японского моря, Тихом океане у Южных Курил - минтай образует ряд популяций, т.е. относительно изолированных, самовоспроизводящихся группировок. В Охотском море к северу от 50 градуса с.ш. в системе постоянных течений из трансформированных тихоокеанских вод, усиленных сезонными течениями того же знака, существует одна из наиболее крупных в ареале вида - североохотоморская популяция. Южную часть Охотского моря в трансформированных водах течения Соя населяет южноохотоморская (южнокурильская) популяция. Северная часть Японского моря в трансформированных водах Цусимского течения является районом обитания северояпономорской популяции. Значимым фактором относительной изоляции между популяциями является изоляция пространством в период их воспроизведения.

2 При ярко выраженной способности вида к расселению, процесс которого у каждой популяции составляет несколько месяцев, решающим фактором образования популяционной общности в процессе ее исторического развития явилась система постоянных и сезонных течений, существующих в районах воспроизводства и образующих для каждой популяции уникальную, т.е. свойственную ей, экологическую нишу. Роль течений как фактора расселения, освоения жизненного пространства и формирования уникальной экологической ниши показана на примере североохотоморской популяции. Наряду с существующей в Охотском море циклонической системой постоянных течений, в его северной части, т.е. районе воспроизводства североохотоморской популяции, под влиянием барической системы планетарного масштаба - Алеутский минимум - Сибирский максимум - в зимне-весенний период формируется обширная сезонная циклоническая циркуляция в поверхностном слое моря, в границах которой происходит эмбриональное и раннее постэмбриональное развитие минтая. При межгодовых изменениях атмосферной циркуляции, вызывающих изменения циркуляции в море, основная масса икры и личинок сохраняется в районе воспроизводства с локальным дрейфом в его границах.

3. Воспроизводство североохотоморской популяции минтая, рост и развитие рыб первых лет жизни происходит в Охотском море между 51-59 градусами с.ш. и 143-156 градусами в.д. Центр воспроизводства этой популяции располагается в восточной, северовосточной частях моря. В период нагула половозрелые особи широко расселяются в Охотском море, осваивая южные и открытые его районы. Воспроизводство южноохотоморской(южнокурильской) популяции, рост и развитие рыб в первые годы жизни происходит в Кунаширском проливе, у охотоморского и океанского побережий островов Кунашир, Итуруп. Центр воспроизводства этой популяции располагается в Кунаширском проливе и примыкающей к нему части Охотского моря. Районом нагула половозрелых рыб является преимущественно юго-западная часть Охотского моря. Воспроизводство, рост и развитие рыб первых лет жизни северояпономорской популяции происходит у побережья Хоккайдо и Сахалина между 43градусом 30 минутами с.ш. - 50 градусом с.ш. Центр воспроизводства популяции располагается у юго-западного Сахалина (до 48 градуса) и Хоккайдо. Районы нагула взрослых рыб включают Татарский пролив, открытые районы северной части Японского моря и южную часть Охотского моря.

4. Минтай характеризуется свойствами, комплекс которых обеспечил его широкое распространение и сравнительно высокую численность в границах современного обширного видового ареала. Эти свойства следующие: высокая экологическая пластичность, формирующаяся на этапе раннего онтогенеза при длительном нересте, составляющем до 4-5

месяцев у каждой популяции, многоразовым нересте каждой особи в течение одного и того же сезона, трофическая пластиность; способность к расселению, реализуемая в течение продолжительного по времени периода, не меньшего, чем продолжительность процесса нереста каждой популяции, и обеспечивающая освоение жизненного пространства с его кормовыми ресурсами, снижение пресса фактора плотности на этапе эмбрионального и начального постэмбрионального развития; высокая миграционная активность взрослых особей как приспособление к освоению кормовых ресурсов на значительной площади моря, снижению конкуренции в питании между молодыми и взрослыми рыбами.

5. В пределах рассмотренной части ареала более высокий уровень адаптации к условиям среды свойствен особям северохоктомуорской популяции минтая. Эта популяция характеризуется одним из самых значительных уровней численности, обширным районом воспроизводства и нагула рыб, меньшей естественной смертностью и большей продолжительностью жизни, чем по этим же признакам популяции минтая в южной части Охотского и северной части Японского морей. Очевидно, что наиболее благоприятные условия для минтая в рассмотренной части его ареала существуют в северной части Охотского моря - одном из высокопродуктивных районов Мирового океана, где системой существующих постоянных и сезонных течений обеспечивается его сравнительно стабильное воспроизводство.

6. Северохоктомуорская популяция характеризуется среди рассмотренных наиболее значительным объемом запасов, уступая в ареале вида лишь восточноберинговоморской.

7. В 70 -80 годы происходил рост численности минтая, наиболее значительный по объему и продолжительности периода в северохоктомуорской популяции в сравнении с южнохоктомуорской (южнокурильской) и северояпономорской. В девяностые годы начался процесс снижения численности, отмечаемый и в рассматриваемой части ареала. Превалирующее влияние на численность минтая при смене климато-океанологических периодов в 70-80 годы, благоприятные для этого вида, и наступившие 90 годы, менее благоприятные, могут оказывать изменения в интенсивности и характере течений, т.е. фактора, формирующего экологическую нишу популяции.

8. Учитывая более высокий уровень адаптации к условиям среды особей северохоктомуорской популяции минтая, есть основания считать, что ее снижение численности будет не столь значительным по масштабу, как у менее приспособленных - южнохоктомуорской(южнокурильской) и северояпономорской популяций. Ожидается, что биомасса минтая северохоктомуорской популяции в наступивший период снижения численности

сохранится на уровне, при котором будет возможен промысел с выловом не ниже 0,8 млн тонн в год.

9. Каждая из популяций минтая в рассмотренной части ареала является с точки зрения возможностей и перспектив ее промысловой эксплуатации - единицей управления, и каждой мерой сохранения запасов в наступивший период снижения численности служит лимитирование объемов вылова и соблюдение рекомендованных объемов. Для популяций минтая коэффициент мгновенной промысловой смертности не должен превышать 0,5 из запаса, сформировавшегося на начало промыслового года. Для популяций минтая, образующих запасы как в водах России, так и в водах Японии - южноокеанской (южноокеанской) и северояпономорской - необходимы меры согласованного регулирования промысла.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Промысловая и биологическая характеристика нерестовых скоплений минтая в водах западной Камчатки. // Аннотации научных работ, выполненных в 1965 г. Владивосток, 1967, с. 54-55 (в соавторстве с Сабитовым Э.Х.)

2. Количественное распределение промысловых рыб и беспозвоночных на свале Татарского пролива и юго-западной части Охотского моря. // Аннотации научных работ, выполненных ТИНРО в 1966 г., - Владивосток, 1969, с. 73 (в соавторстве с Б.С. Винокур, А.А. Ковтун, В.А. Скалькиным).

3. Биология и распределение минтая в северо-восточной части Японского моря // Аннотации научных работ, выполненных ТИНРО в 1967 г. Владивосток, 1969, с. 70

4. Количественное распределение промысловых рыб и беспозвоночных на материковом свале Татарского пролива и юго-западной части Охотского моря. // Аннотации научных работ, выполненных ТИНРО в 1967 г., Владивосток, 1979, с. 76 (в соавторстве с Б.С. Винокур, В.А. Скалькиным).

5. О нересте минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) в водах западного побережья Камчатки. // Вопросы ихтиологии. 1969, Т. 9, вып. 2 (55), с. 270-275.

6. Размножение минтая у юго-западного побережья Сахалина. // Известия ТИНРО, 1971, Т. 76, с. 62-75.

7.. К биологии нагульного минтая юго-западной части Охотского моря. // Известия ТИНРО, 1971, Т. 76, с. 76-85 (в соавторстве с Г.М. Швецовой).

8. Рост и возраст минтая *Theragra chalcogramma* (PALL) из северной части Японского моря. // Вопросы ихтиологии, 1972, Т. 12, вып. 5 (76), с. 869-874.

- 9 К вопросу о нересте минтая в северной части Японского моря // Исследования по биологии рыб и пром. океанографии. Владивосток, 1973, вып 4, с 129-134.
- 10 О динамике численности поколений минтая в зависимости от температуры воды в период нереста // Рыбное хозяйство, 1973, № 3, с 14-15.
- 11 Характеристика минтая из разных районов Японского моря //Известия ТИНРО, 1973, Т 91, с. 72-80.
- 12 Распределение, миграции, условия обитания минтая в северной части Японского моря //Известия ТИНРО, 1974, Т.93, с.60-66.
13. Материалы к познанию минтая южных Курильских островов. //Известия ТИНРО, 1974, Т.93, с. 113-116.
14. О воздействии промысла на состояние запасов стада минтая, обитающего в северной части Японского моря. //Известия ТИНРО, 1975, Т.95, с. 3-8.
15. Состояние промыслового запаса минтая в северо-восточной части Японского моря. //Биологические ресурсы морей Дальнего Востока. Тез. док. Всесоюз. совещ. Владивосток, 1975, с. 43-44.
16. Созревание, плодовитость и районы размножения минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) в северо-восточной части Японского моря. //Вопросы ихтиологии, 1977, Т.17, вып.3, с. 462-468.
17. Особенности биологии минтая и пути рационального использования его запасов// Проблемы рац. исп. и охраны естественных рес. Дальнего Востока. Тез. докл. рег. конф. Владивосток, 1977, с. 173-174.
18. О влиянии вылова на структуру популяции минтая восточной части Охотского моря//1 Всесоюзная конф. по морской биологии. Тез. докл. Владивосток, 1977, с. 163 (в соавторстве с В.В.Пушниковым).
19. О распределении минтая, размножающегося в восточной части Охотского моря// Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Владивосток, 1978, вып.9, с. 81-87.
20. Условия обитания и распределение некоторых промысловых рыб в Татарском проливе (Японское море) в зимне-весенний период// Вопросы промысловой океанологии Мирового океана. Тез. докл. V Всесоюзн. конф. Калининград, 1979, с. 108-110.
21. О некоторых особенностях биологии и динамики численности минтая *Theragra chalcogramma* (PALLAS). //Состояние запасов и динам. численн. пелагических рыб Мирового океана. Тез. докл. Всесоюз. сов. Калининград, 1979, с. 53-55.

22. О численности минтая в северной части Японского моря. // Рыбное хозяйство, 1979, № 7, с. 16-18 (в соавторстве с В.Д.Будаевой).
23. О структуре популяции минтая в Охотском море. //Распределение и рац. использование водных зооресурсов Сахалина и Курильских островов. Владивосток, 1980, с. 60-64 (в соавторстве с В.В.Пушниковым).
24. Особенности размножения минтая в северо-западной части Тихого океана.// Распределение и рац. использование водных зооресурсов Сахалина и Курильских островов. Владивосток, 1980, с. 65-76.
25. Распределение пелагической икры минтая (*Theragra chalcogramma*) в Охотском море. //Рыбохозяйственные исследования умеренных вод Тихого океана. Владивосток, 1980, с. 117-123 (в соавторстве с В.В.Пушниковым).
26. Влияние естественных факторов и промысла на численность минтая северо-восточной части Японского моря.// Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток, 1981, с. 28-40.
27. Внутривидовая структура минтая в Охотском море. //Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток, 1981, с. 41-56.
28. Особенности биологии и динамики численности минтая *Theragra chalcogramma* (PALLAS).// Итоги иссл. по вопр. рац.использов. и охраны биолог. рес. Сахалина и Курил. Тез. докл. Секция 2. Южно-Сахалинск, 1981, с. 39-41.
29. О популяционной структуре минтая в Охотском море. // Рыбное хозяйство, 1981, № 10, с. 47-49.
30. Популяционная структура минтая в Курило-Охотоморском регионе.// Всесоюз. конф. по теории формирования численности и рац. использования стад пром. рыб. Тез. докл. М., 1982, с. 140-141 (в соавторстве с В.В.Пушниковым).
31. Современное состояние и перспективы использования промысловых рыб на шельфе Сахалина и Курильских островов. //Экономич. и соц. проблемы дальнейшего развития производ. сил Сах. обл. Тез. докл. конф. Вып. 1, Южно-Сахалинск, 1982, с. 168-172 (в соавторстве с С.Н.Сафоновым, А.Я.Великановым).
32. Биологические основы регулирования промысла минтая. // Рыбное хозяйство, 1982, № 9, с. 23-24.
33. Особенности распределения икры и личинок некоторых видов рыб у охотоморского побережья Сахалина. //Проблемы раннего онтогенеза рыб. Тез. докл. III Всесоюз. сов. Калининград, 1983, с. 45-46 (в соавторстве с С.Н.Тарасюк, А.Я. Великановым).
34. К познанию жизненного цикла минтая Охотского моря. //Итоги исслед. по вопр. рац.использов. и охраны биолог. рес. Сахалина и Курил. Тез. докл. Южно-Сахалинск, 1984, с. 71-75.

35. Характеристика минтая первых лет жизни Охотского моря и тихоокеанского побережья Южных Курил. Там же, с. 73-75. (в соавторстве с Р.К. Сафоновой).
36. Некоторые морфометрические и эколого-физиологические особенности молоди минтая *Theragra chalcogramma* (PALLAS) (GADIDAE). // Вопросы ихтиологии 1986, Т. 26, вып. 2, с 232-238 (в соавторстве с Р.К. Сафоновой).
37. Особенности распределения минтая в северной части Охотского моря. // Итоги исслед. по вопр. рабц. исп. и охраны вод, земель. и биолог. рес. Сахалина и Курил. Тез. док. III н/п конф. Южно-Сахалинск, 1987, с. 102-104.
38. Пространственно-временная структура района воспроизводства минтая *Theragra chalcogramma* (GADIDAE) в северной части Охотского моря. // Вопросы ихтиологии 1987, Т. 27, вып. 3, с. 414-420.
39. Жизненный цикл охотоморского минтая. // Рыбное хозяйство. 1988, № 7, с. 48-49.
40. Особенности оогенеза и полового цикла минтая. // IV Всесоюз. конф. по раннему онтогенезу рыб. Часть 1 (Мурманск, 1988), М., 1988, с. 100-102.
41. Запас и промысел минтая в северной части Охотского моря. // Рыбное хозяйство, 1990, № 4, с. 49-51.
42. Состояние запаса минтая в северной части Охотского моря. // Тез. докл. отчетной сессии ТИНРО и его отделений по результатам НИР 1990 г. Владивосток, 1991, с. 48.
43. Современное состояние запасов некоторых объектов рыболовства в Сахалино-Курильском районе. // Рациональное использование биоресурсов Тихого океана. Тез. докл. Владивосток, 1991, с. 93-95.
44. Расчет ветровой циркуляции в Охотском море в связи с дрейфом икры и личинок промысловых рыб. // Сб. Методы расчета и прогноза гидрометеорологических процессов в промысловых районах, 1991, С-Петербург, Ленинградский гидрометинститут, с. 121-131 (в соавторстве с А.С. Аверкиевым, М.И. Масловским, Ю.В. Суставовым).
45. Результаты исследования популяций морских промысловых рыб в Сахалино-Курильском районе. // Деп. ВНИЭРХ, № 1154 рх-91, 1991, с. 50 (в соавторстве с Г.М. Пушниковой, С.Н. Тарасюк, В.Н. Худя, Ким Сен Ток и др.).
46. Результаты исследования морских промысловых рыб в Сахалино-Курильском районе в 1991 г. // Деп. ВНИЭРХ, № 1227 рх-92, Южно-Сахалинск, 1992, с. 46 (в соавторстве с Г.М. Пушниковой, С.Н. Тарасюк, В.Н. Худя, О.Н. Шелеповой, Ким Сен Ток).
47. Биологические ресурсы Охотского моря у побережья Сахалина. // Деп. ВНИЭРХ, № 1259-рх 94, Южно-Сахалинск, 1993, с. 81 (в соавторстве с А.П. Шершиневым, Г.М. Пушниковой, В.Н. Худя, А.А. Ковтун, Н.Г. Галимзяновым).

- 48 Промысловые рыбы, беспозвоночные и водоросли морских вод Сахалина и Курильских островов // Дальневосточное книжное изд-во, 1993, Южно-Сахалинск, с. 134-135.
- 49 Состояние запасов тресковых рыб в водах Сахалина и Курильских островов // Тезисы докл. отчетной сессии ТИНРО и его отделений по результатам НИР 1991 г. Владивосток, 1992, с. 52-55 (в соавторстве с Ким Сен Ток, О.Н.Шелеповой).
- 50 The study of the reproduction features and status of stock of «Okhotsk Sea» walleye pollock population // Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Sth. 1993, № 42, p. 191-195.
51. Reproduction level of North Japan Sea walleye pollock population off Sakhalin at present. //Sci. Rep. Hokkaido Fish. Exp. Sth. 1993, № 42, p. 197-202.
52. Результаты исследования условий воспроизводства охотоморской популяции минтая.// Рыбохоз. исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. Южно-Сахалинск, 1994, с. 7-14 (в соавторстве с А.С.Аверкиевым, Ю.В.Суставовым, М.И.Маловским).
53. Динамика запаса популяции минтая в северной части Охотского моря (к северу от 50 градуса) и перспективы промысла. //Рыбохозяйственные исслед. в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. Южно-Сахалинск, 1994, с. 15-22 (в соавторстве с Г.А.Октябрьским).
54. Сырьевые ресурсы Охотского моря у северо-восточного побережья Сахалина. //Рыбное хозяйство. 1996, № 1, с. 38-39 (в соавторстве с Г.М.Пушниковой).
55. An examination of estimates of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) from the Sea of Okhotsk using the burnt otolith method and implications for stock assessment and management. //Proceedings of workshop on the Okhotsk Sea and adjacent areas. PICES Sci. Rep. 1996. № 6, p. 278-285 (в соавторстве с G. McFarlane, R. Beamish).
56. Okhotsk Sea walleye pollock stock status. //Proceedings of the Workshop on the Okhotsk Sea and adjacent areas. PICES Sci. Rep. 1996, № 6, p. 403-407 (в соавторстве с Г.А.Октябрьским).

Зверькова Лариса Михайловна

Минтай Охотского, северной части Японского морей и сопредельных вод Тихого океана(популяционный состав, биологические особенности, динамика численности)

Диссертация в виде научного доклада

Объем 3 усл. л.

100 экз.

Бесплатно