

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА ЗАПАСА МИНТАЯ *THERAGRA CHALCOGRAMMA* СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ОХОТСКОГО МОРЯ И ВОПРОСЫ ЕГО ПРОМЫСЛОВОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

© 2008 г. В.В. Кузнецов, Б.Н. Котенев, Е.Н. Кузнецова

Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Москва 107140

Поступила в редакцию 10.12.07

Проведен анализ имеющихся данных о популяционной структуре минтая северной части Охотского моря, на которую приходятся наибольшие уловы данного вида в ИЭЗ России. Показано, что совокупность особей минтая этого района представляет собой не суперпопуляцию, как нередко считают, а сложную, иерархически организованную популяционную систему. Следующий уровень в этой иерархии – восточноохотоморское и североохотоморское стада, низший уровень – панмиктические популяционные единицы, связанные с нерестилищами. Промысловое усилие распределяется по популяционным единицам низкого уровня иерархии неравномерно, что создает предпосылки для изменения популяционной структуры стад и перехода некоторых из этих единиц в депрессивное состояние, что чревато снижением общей продуктивности стад. При изучении популяционной структуры необходимо давать оценку состояния основных единиц низкого ранга под воздействием неравномерно распределенного промысла и при необходимости корректировать промысловое воздействие. Механизм перевода популяционной единицы в депрессивное состояние и способ корректировки промыслового воздействия показан на примере весенне-нерестующего минтая Камчатско-Курильской подзоны Охотского моря.

Минтай *Theragra chalcogramma* – это объект номер один как отечественного, так и мирового промысла. Основная часть мировых запасов минтая сосредоточена в Беринговом и Охотском морях. Современный российский промысел наибольшие уловы минтая имеет в северной части Охотского моря, где в исключительной экономической зоне России расположены важнейшие районы его нереста и нагула. О возможностях ресурса дает представление тот факт, что улов минтая в северной части Охотского моря в 1992 г. составил более 2 090 тыс. т.

В связи с большим экономическим значением североохотоморского минтая, ему посвящена обширная литература, хотя продолжительность периода проведения интенсивных исследований сравнительно невелика. Минтай не относится к числу таких традиционных объектов промысла в Охотском море, как лососи или сельдь. Во второй половине XX в. его уловы росли стремительно. Если в 1955 г. в Охотском море было выловлено 130 тыс. т минтая, то в 1960 г.

улов составил 369 тыс. т, а в 1970 г. – 1 385 тыс. т. С развитием промысла исследования, начатые в прибрежных районах, были распространены на всю акваторию моря, включая его глубоководные котловины.

Результаты этих исследований сформировали научную основу современного регулирования промысла, который за последнее десятилетие претерпел драматические изменения. После того, как в 1996 г. был достигнут вылов, близкий к максимальному за всю историю промысла (2 007 тыс. т), уловы снизились до 380 тыс. т в 2004 г., а затем стабилизировались на низком уровне (около 500 тыс. т).

В последнее десятилетие, как и в предыдущие периоды промысла, у североохотоморского минтая появлялись как урожайные, так и неурожайные поколения, однако рекомендованные и официальные уловы остаются на низком уровне. Назрела целесообразность критического анализа современных представлений, на которых основано регулирование промысла минтая. В частности, в крайне неудовлетворительном, по нашему мнению, состоянии находятся представления о его популяционной структуре.

Эксплуатируемая промыслом совокупность особей минтая в северной части Охотского моря представляет собой сложную популяционную систему, при описании которой используются такие термины, как запас, стадо, популяция, субпопуляция, суперпопуляция. Эти термины широко используются в научной, в том числе и рыбохозяйственной литературе, но понимание их разными авторами неоднозначно. Также не очень ясен вопрос о том, каким образом полученные знания о популяционной структуре можно использовать для совершенствования регулирования промысла. В связи с этим мы сочли необходимым определить основные принципы и понятия, на которых будет основан наш анализ.

Определение основных понятий

Вопросы популяционной структуры видов применительно к проблемам динамики численности рыб и регулирования их промысла были рассмотрены в работе В.В. Кузнецова и М.В. Мины (1985), ряд положений которой мы будем использовать в дальнейшем при определении основных понятий.

Рыбохозяйственные исследования в области динамики численности рыб издавна основывались на представлении о стаде как о самовоспроизводящейся совокупности особей, являющейся единицей эксплуатации. Представление о единстве стада облегчило формулирование основных принципов его эксплуатации. Это представление в значительной мере было связано с эксплуатацией промыслом наиболее массовых стад рыб, популяционная структура которых была проста или подразделенность которых не была известна. С развитием идей популяционной биологии в качестве единицы эксплуатации все чаще стали рассматривать популяцию. При этом одни ихтиологи стали вообще воздерживаться от

употребления термина «стадо», другие же фактически рассматривают промыслово-биологический термин «стадо» и термин «популяция», используемый, в первую очередь, в эволюционно-генетическом плане, как синонимы. В связи с этим принципы, разработанные применительно к стаду, были перенесены на популяцию.

Стремление представить стадо (управляемую единицу, единицу запаса) как совокупность особей, хотя бы в идеале соответствующую популяции, изначально было основано на представлении о популяциях как равнозначных подразделениях вида, группировках, генетически (а также морфологически и экологически) обособленных друг от друга, но не подразделенных внутри себя. Последующие исследования показали, что такое представление крайне упрощено и не соответствует реальности. Получила развитие концепция иерархической популяционной структуры видов, предложенная Т. Добжанским (Dobzhansky, 1950, 1955, 1970). По Т. Добжанскому, высший уровень иерархии представляет вид, а на низшем находятся панмиктические единицы (в пределах которых нет никаких препятствий для скрещивания).

С развитием представлений о сложной иерархической структуре популяций, а также переходом промысла к интенсивной эксплуатации бесчисленного множества морских, солоноватоводных и пресноводных популяций, традиционное требование, предъявляемое к промыслу, – соблюдать для каждого стада соответствующую его динамике численности степень изъятия, – при переносе на популяцию встретило существенные затруднения. В условиях, когда число выделяемых субпопуляций все более низкого ранга сильно возрастает вместе с представлениями о сложности и многообразии их взаимосвязей, требование равномерного распределения промыслового воздействия по популяциям, слагающим стадо, становится все более трудновыполнимым. Регулировать каждую панмиктическую единицу, в частности, равномерно распределять промысловое изъятие по всем таким единицам (Алтухов, 1974; Коновалов, 1980; Altukhov, 1981), реализуя ту стратегию, которую П.А. Ларкин (Larkin, 1972) называл «естественным регулированием», невозможно по ряду причин (Мина, 1978). Как отметил Дж. МакДональд (McDonald, 1981), только в Британской Колумбии насчитывается более 2 900 различных популяционных единиц у тихоокеанских лососей, что создает проблему регулирования не только отдельно по популяциям, но даже по группам популяций. В иерархически организованных популяционных системах невозможно выделить группировки, которые служили бы универсальными регулируемыми единицами. Если когда-то казалось, что несоответствие выделяемых стад (регулируемых единиц) панмиктическим единицам определяется в первую очередь недостатком знаний популяционной структуры конкретных видов, то сейчас можно утверждать, что это несоответствие определяется самим характером реальной популяционной структуры вида. Поэтому прав П.А. Ларкин, утверждая, что «всякое практически

применимое для регулирования определение стада требует в какой-то мере рассматривать группировки вкуче, а не порознь» (Larkin, 1972, p. 12). По его определению, стадо – это такая популяция, которая достаточно обособлена, чтобы ее можно было рассматривать как самовоспроизводящуюся систему, которой можно управлять.

При выделении подразделенной популяции в качестве стада, по-видимому, имеет значение не столько ее обособленность от других подобных ей подразделенных популяций, сколько ее способность противостоять неблагоприятным воздействиям внешних факторов (включая промысел) на слагающие ее субпопуляции, либо восстанавливая пострадавшие компоненты, либо изменяя свою популяционную структуру. Именно внутреннее единство стада позволяет рассматривать его как регулируемую единицу, как популяцию, по отношению к которой применяется единая тактика промысла (определение степени изъятия, выбор мест и орудий лова и т.д.). У разных видов и даже у одного вида на протяжении его ареала в качестве стад могут выступать популяции различного уровня иерархии. В идеальном случае эта совокупность относится к одной панмиктической популяции, но обычно популяционная структура стад сложна, а исследована недостаточно. Фактически же, отмечает В.Ф. Ройс (1975), выделение стад осуществляется более или менее произвольно.

Во всех тех случаях, когда стадо не представляет собой панмиктической популяции, равномерного распределения рыболовного усилия по структурным его составляющим на практике не осуществляется, и возникает проблема исследования характера реакции сложно подразделенной совокупности (стада) на промысловое воздействие; ожидаемая реакция состоит в изменении популяционной структуры стада, переходе некоторых популяционных единиц в депрессивное состояние, возможно снижение общей продуктивности стада. На основе такого исследования должна осуществляться корректировка промыслового воздействия. Эта проблема как бы исчезает при отождествлении понятий «стадо» и «популяция», но негативные последствия этого отождествления неизбежны.

В интересах рыбного хозяйства стадо должно поддерживаться в таком состоянии, чтобы оно возможно полнее использовало ресурсы среды обитания и сохраняло оптимальный с хозяйственной точки зрения состав. Распределение промыслового усилия по субпопуляциям разного уровня может быть осуществлено человеком сознательно лишь отчасти. Устойчивость стада как системы эксплуатируемых популяций к промысловому воздействию в значительной мере зависит от быстроты и эффективности внутрисистемных перестроек, заключающихся не только в адаптивном ответе каждой из субпопуляций на давление промысла, но и в большем или меньшем замещении одних субпопуляций другими, т.е. в изменении структуры стада. Корректировка

промыслового воздействия во многих случаях должна осуществляться на основе анализа популяционных показателей, характеризующих биологическое состояние популяций и полноту использования ими ресурсов.

При рассмотрении большого стада, популяционная структура которого, по-видимому, сложна, но недостаточно исследована, нередко используется понятие «суперпопуляция». Как известно (Беклемишев, 1960; Беклемишев, 1969), под суперпопуляцией понимается такая популяция, части которой не взаимодействуют между собой в виду больших размеров участка среды, ею населяемого. При этом суперпопуляции могут быть либо простыми, либо сложными популяциями (Беклемишев, 1969, стр. 22).

В соответствии с концепцией иерархической популяционной структуры видов каждая популяция представляется как субпопуляция при рассмотрении популяции более высокого иерархического ранга.

*Проблемы исследования популяционной структуры
минтая Охотского моря*

В Охотском море выделяют от двух (Фадеев, 1975; Зверькова, 1981) до девяти популяций (Флусова, Богданов, 1986; Флусова, 1987). Нередко одни и те же авторы высказывают различные точки зрения на популяционную структуру (Фадеев, 1975, 1984, 1987, 1988). Обстоятельный анализ взглядов различных исследователей содержится в работе В.П. Шунтова с соавторами (Шунтов и др., 1993), которые считают, что североохотоморский минтай принадлежит к единой суперпопуляции. Многие авторы (Пушников, 1978; Шунтов и др., 1993; Miyake et al., 1993; Зверькова, 1998) отмечают высокую степень репродуктивной обособленности минтая североохотоморских районов размножения и южноохотоморского с центром размножения в районах Кунаширского пролива и Хоккайдо, хотя и в этом отношении нет единства взглядов. На основании исследования морфологических (меристических и пластических) и генетических признаков японские авторы (Iwata, Namai, 1972; Iwata, 1975) считают, что в южной части Охотского моря встречаются две локальные формы минтая – форма Раусу (у побережья Хоккайдо) и западной части Охотского моря, распространенная от северного Хоккайдо дальше на север вдоль западного шельфа Охотского моря. Запас минтая в южной части Охотского моря в настоящее время находится в депрессивном состоянии. Он не является предметом рассмотрения данной работы.

Существует точка зрения о том, что каждому нерестовому району соответствует свое локальное стадо (Фадеев, 1975). Основанием для нее является тот факт, что между совокупностями особей из разных районов выявляются морфологические, биологические и генетические различия (Koyachi, Hashimoto, 1977; Пушников, 1978; Вышегородцев, 1981; Зверькова, 1981; Флусова, Богданов, 1986; Флусова, 1987).

Следует отметить, что, исследуя популяционную структуру минтая северной части Охотского моря, авторы обычно пребывают в поисках настоящих, «самостоятельных» (термин К.В. Беклемишева, 1969) популяций, отличающихся по своим свойствам от субпопуляций. Фактически авторы исходят из представления о популяциях как равнозначных подразделениях вида, которое господствовало в начальный период исследования популяционной структуры. Игнорирование установленного факта сложной иерархической структуры природных популяций отражается даже в используемой терминологии: применительно к запасу промыслового объекта, в частности, минтая северной части Охотского моря, говорят о «популяционном составе», как будто запас состоит из арифметической суммы равнозначных составляющих.

Поскольку реальная популяционная структура отличается от этой первоначальной модели, понятно, что, находясь на такой позиции, авторы не приходят и не придут к единому мнению о «популяционном составе» минтая в северной части Охотского моря.

В.П. Шунтов с соавторами (1993) характеризуют популяционную систему минтая северной части Охотского моря как суперпопуляцию. С этим мнением согласиться нельзя. По определению, суперпопуляция населяет настолько большой участок среды, что между различными ее частями реализуется изоляция расстоянием. «Океанические виды планктона и nekтона, населяющие водные массы огромной протяженности, живут не популяциями в узком смысле слова, а суперпопуляциями. . . Особи зоопланктона, живущие в удаленных друг от друга частях круговоротов, на протяжении своей индивидуальной жизни не смогут встретиться и как бы то ни было взаимодействовать даже в том случае, если особи, живущие вниз по течению, каким-то образом удержатся на месте и будут ждать плывущих издалека» (Беклемишев, 1969, стр. 22).

Совершенно очевидно, что ситуация с минтаем совершенно иная. Эксперименты мечения показали чрезвычайно высокую миграционную активность минтая, быстрые и протяженные перемещения помеченных особей (Iwata, 1975; Kobayashi, 1985; Пушкинов, 1987). Учитывая гидродинамические возможности половозрелых особей минтая, можно сказать, что все нерестилища северной части Охотского моря доступны для них. Группировки, использующих различные нерестилища, изолированы не расстоянием. Имеются определенные основания предполагать, что изолирующими механизмами являются хоминг и различия в биологических циклах, проявляющиеся, в частности, в разном времени массового нереста. Эти различия соответствуют различиям во времени наступления благоприятных для нереста условий на разных нерестилищах. Генетические, морфологические, биологические различия между особями минтая с разных нерестилищ являются результатом адаптации соответствующих группировок к конкретным условиям среды. Условия нереста различны на разных нерестилищах, и еще более различны условия последующего развития молоди.

Такие адаптации являются результатом эволюционного процесса, немислимого без той или иной степени изоляции.

Все имеющиеся данные в целом показывают, что совокупность особей минтая северной части Охотского моря образует сложную, иерархически организованную популяционную систему. Нет особого смысла в подсчете общего числа популяций, поскольку при иерархической популяционной структуре две единицы могут входить в единицу следующего уровня и т.д. Принципиально возможно, конечно, попытаться выяснить число единиц, которые в первом приближении можно считать панмиктическими, но поскольку в природе широко распространены отклонения от случайного скрещивания (Майр, 1974), говорят о степени панмиксии, что порождает неопределенность в отношении границ в практической работе. «Какие бы фенетические критерии мы ни использовали. . . , мы никогда не сможем гарантировать, что выделенные нами группировки представляют собой далее неделимые популяции низшего ранга иерархии» (Мина, 1986, стр. 48).

Перед исследователями стоят конкретные задачи, имеющие практическое значение. Во-первых, в целях правильного распределения промыслового усилия по акватории важно определить число и степень изоляции субпопуляций высокого иерархического уровня. Это необходимо для оптимизации существующего промысла. Во-вторых, следует учитывать изменения популяционной структуры под влиянием промысла, которые неизбежны при неравномерном распределении промыслового усилия по панмиктическим единицам. Такой учет необходим для корректировки промыслового усилия в целях восстановления и сохранения максимальной продуктивности североохотоморского стада в целом. Пока такой подход в исследовании популяционной структуры минтая северной части Охотского моря отсутствует. Как правило, в результате исследований и обсуждений популяционной структуры североохотоморского минтая авторы не вносят предложений по организации промысла.

Единицы запаса минтая в северной части Охотского моря

В практике оценок запасов и прогнозирования уловов общее стадо минтая северной части Охотского моря подразделяют на две основные единицы запаса, также нередко именуемые стадами, восточноохотоморское стадо, которое облавливается в Камчатско-Курильской и Западно-Камчатской подзонах и собственно североохотоморское, которое облавливается в Северо-Охотоморской подзоне. Выделяется еще запас, формирующийся у восточного Сахалина (Восточно-Сахалинская подзона), но размер его в настоящее время не велик и лишь отчасти он пополняется за счет местного нереста.

Издавна при прогнозировании общего запаса минтая в северной части Охотского моря восточноохотоморский и североохотоморский запасы рассматриваются раздельно. Однако в результате затруднений с прогнозированием

состояния запасов отдельно по подзонам стало настойчиво высказываться мнение о том, что минтай североохотоморской и западнокамчатских подзон принадлежит к единой суперпопуляции, имеющей два основных центра воспроизводства, – на североохотоморском и западнокамчатском шельфах, между которыми происходит значительное перераспределение скоплений рыб, что и обуславливает появление этих трудностей.

Указанные единицы запаса связаны с районами воспроизводства минтая. Важнейшим районами воспроизводства являются западнокамчатский шельф и нерестилища в северо-западной и северо-центральной частях моря. Вопрос о степени изоляции этих стад, а также внутреннем их единстве, однозначно не решен. Т.Ф. Качина и Н.П. Сергеева (1981), опираясь на океанографические данные, писали о значительных переносах икры течениями. Согласно Л.М. Зверьковой (1981), которая основывалась на особенностях циркуляции вод в Охотском море и длительности развития пелагической икры минтая, из основного района нереста, западнокамчатского, постоянно происходит перенос икры к северу и северо-западу и сколько-нибудь значительной изолированности районов развития икры минтая и роста его молоди в восточной, северной и западной частях Охотского моря нет.

Согласно О.С. Темных (1989, 1990) и В.П. Шунтову с соавторами «ареал североохотоморской суперпопуляции минтая функционально дифференцирован на репродуктивную часть, ядро которой расположено в более благоприятной для эффективного воспроизводства минтая и развития и роста его молоди северо-восточной части моря, и нагульную область половозрелых особей, включающую практически всю акваторию моря» (Шунтов и др., 1993, стр. 220). «Перераспределение сеголеток, по-видимому, может происходить в результате и пассивного переноса их течениями. ... В отдельные годы довольно значительные скопления молоди минтая могут быть в западной части моря... Это можно объяснить проникновением молоди из северо-восточной части моря, а также повышенной выживаемостью минтая на ранних стадиях онтогенеза в данных районах в отдельные годы» (Темных, 1989, стр. 28). О больших масштабах перераспределения рыб между основными районами нереста, западнокамчатским шельфом и североохотоморским районом пишут также Г.В. Авдеев с соавторами (Авдеев и др., 2001).

Указанные работы свидетельствуют о значительном внутреннем единстве стада минтая в масштабах северной части Охотского моря. С другой стороны, имеется ряд публикаций, свидетельствующих о существенной изоляции минтая обсуждаемых единиц запаса. В значительной мере умозрительным воззрениям, основанным на океанографических данных, о широком разносе икры течениями противоречат данные ихтиопланктонных исследований. В частности, В.П. Васильков и С.Ю. Глебова (1984) отмечают, что представления Т.Ф. Качиной

и Н.П. Сергеевой (1981) об интенсивном выносе течениями икры и личинок в те или иные районы, основанные на выводах И.В. Давыдова (1975) и Г.Е. Карманова (1982) о геострофических потоках у западного побережья Камчатки, не соответствуют действительности. Перенос на большие расстояния маловероятен. Более реальным представляется перенос на расстояния порядка нескольких десятков километров.

Е.Е. Овсянников (1999) исследовал данные ихтиопланктонных съемок у западной Камчатки за 14-летний период, с 1984 по 1997 гг. Результаты исследования показали, что икра распределяется большей частью над глубинами 50-200 м. В отдельные годы икра может сноситься течениями в северном или южном направлениях, но остается в любом случае в границах общего нерестилища.

Н.С. Фадеев (2001) проанализировал данные об урожайности поколений минтая в северной части Охотского моря в двух центрах воспроизводства – у западной Камчатки и в северо-центральной части моря к западу от желоба Лебеда и впадины ТИНРО (возвышенность Лебеда) за период с 1959 по 1995 гг. Результаты показали, что связь учтенной численности поколений минтая у западной Камчатки и на возвышенности Лебеда довольно слабая. Коэффициент корреляции составил 0,36. Исследованные случаи резкого сокращения или увеличения численности минтая в одном районе не приводили к соответствующим изменениям с обратным знаком в другом районе, из чего делается вывод, отрицающий возможность перераспределения минтая между районами воспроизводства. Проведен корреляционный анализ численности минтая западной Камчатки и возвышенности Лебеда по возрастным группам всех поколений. Результаты его показывают, что молодь в первые два года жизни не покидает районы воспроизводства, и это подтверждается прямыми наблюдениями. Трех- и четырехгодовалый минтай начинает активные миграции, и их направленность иногда указывает на возможность их перераспределения с камчатского шельфа в западную часть моря. «Таким образом, перераспределение минтая до возраста массового наступления половой зрелости, вероятно, бывает, но прямые наблюдения показывают, что этот процесс не может быть массовым.... Возможность перераспределения между двумя центрами воспроизводства наиболее вероятна в возрасте 3-4 лет и мало вероятна у годовиков, двухгодовиков и у половозрелого минтая, динамика численности которых формируется независимо друг от друга» (Фадеев, 2001, стр. 316-317).

Следует отметить, что минтай в настоящее время облавливается, в основном, в районах нереста, где концентрируется рыба в преднерестовом состоянии, имеющая высокую товарную ценность. Данные о распределении половозрелой рыбы весьма информативны в отношении вопросов, связанных с популяционной структурой. Литературные данные о широких нагульных миграциях минтая многочисленны, в том числе имеются результаты мечения рыб (Iwata,

1975; Пушников, 1977). Однако эти данные, представляющие несомненный научный интерес, могут дать мало информации по вопросам, связанным с популяционной структурой. Соответственно, съемки, проведенные в летний и осенний периоды, на результатах которых основывается О.С. Темных (1989, 1990), мало информативны в отношении популяционной структуры минтая. В этом отношении выгодно отличается от других публикаций работа Н.С. Фадеева (2001) конкретным рассмотрением судьбы разных поколений, появившихся в том или ином районе.

В работе А.Н. Вдовина и А.В. Смирнова (1992), основанной в значительной мере на исследовании распределения половозрелых рыб, отмечается, что наименее миграционной является камчатская группировка минтая, нерестящаяся на шельфе западной Камчатки. Большая часть ее в течение года не покидает пределов региона. Около 10% рано отнерестившихся особей проникает в южную часть центральной котловины моря. Нерестилища соседней, центральной группировки, расположены в заливе Шелихова и над возвышенностью Лебедя. В южную часть центральной котловины моря проникает не более 3% особей из-за большой ее отдаленности от нерестилищ. Обмен с камчатской группировкой ограничен.

Таким образом, имеющиеся конкретные данные свидетельствуют о значительной изоляции восточноохотоморского минтая и североохотоморского и о целесообразности рассмотрения минтая двух этих совокупностей в качестве отдельных единиц запаса.

Структура основных стад минтая северной части Охотского моря

Большое практическое и теоретическое значение имеет вопрос о степени внутреннего единства каждого из рассмотренных стад. Важно знать, насколько структура каждого стада приближается к модели панмиктической популяции. Если в первом приближении она близка к таковой, стадо будет реагировать на неравномерно распределенное промысловое воздействие как единое образование, в противном случае возможны изменения популяционной структуры, чреватые приведением в депрессивное состояние некоторых субпопуляций и уменьшением общей продуктивности стад.

Исследования, проведенные в северо-центральной и северо-западной частях моря, позволили выявить ряд нерестилищ минтая. В частности, были обнаружены нерестилища минтая в районе о. Ионы (Микулич, 1959; Вышегородцев, 1978), в Притауйском районе, – южнее Тауйской губы и на восток до зал. Шелихова. Результаты расового анализа показали, что минтай Притауйского района отличается от минтая как северо-западной части моря, так и западнокамчатского по ряду признаков, в частности, по длине и массе тела, соотношению полов, темпу роста, многим меристическим и пластическим признакам (Вышегородцев, 1981). Последующие исследования, а также

ежегодные ихтиопланктонные съемки позволили выявить пять районов воспроизводства минтая в северной части Охотского моря: Западно-Камчатский, зал. Шелихова, возвышенность Лебеда, ИONO-Аянский и Сахалинский (Борец, Смирнов, 1986; Фадеев, 1987; Вдовин, Смирнов, 1992). По данным 1988 г. распределение половозрелых особей минтая по основным нерестовым акваториям характеризовалось следующим соотношением: Западно-Камчатская – 43,5%, зал. Шелихова – 17,6%, возвышенность Лебеда – 26,8%, Сахалинская – 0,8%, ИONO-Аянская – 11,3% (Вдовин, Смирнов, 1992).

В зал. Шелихова, входящим в состав Западно-Камчатской подзоны зоны «Охотское море», наблюдаются скопления преднерестового и нерестового минтая и обнаруживаются значительные концентрации икры и личинок. В апреле 2004 г. по данным ихтиопланктонных съемок ТИПРО, в зал. Шелихова на ограниченной площади (склоны Шелиховской ложбины) было учтено 1,3 млн. т производителей (36% общего запаса северной части Охотского моря), т.е. столько же, сколько и на всем западнокамчатском шельфе. В 2005 г. здесь учтено около 28% всей биомассы производителей минтая северной части Охотского моря. На весь западнокамчатский шельф пришлось 32% биомассы производителей. В силу суровых температурных условий нерест минтая в зал. Шелихова происходит в более поздние сроки, чем в других районах. Вопрос о степени популяционной обособленности скоплений минтая в зал. Шелихова в настоящее время не проработан. В холодные годы в связи с тяжелыми ледовыми условиями, минтай в этом районе в период основной путины крупномасштабным промыслом практически не добывается.

Основу уловов у западной Камчатки составляет зимне-нерестующий минтай. Нерест его приходится на период гидрологической зимы при температуре, близкой к 0 °С. Съемки ВНИРО и КамчатНИРО, проведенные на специально оборудованных японских промысловых судах показали, что важнейшим условием формирования плотных нерестовых скоплений является наличие мощного и устойчивого во времени слоя воды относительно низкой температуры (Кузнецов и др., 1997). Сопоставление гидрологических данных с показателями обилия преднерестового минтая показывает, что скоплений не обнаруживается там, где четко прослеживается двухслойная структура вод с наличием придонного слоя, характеризующегося относительно высокой температурой и соленостью и относительно низким содержанием растворенного кислорода. Скоплений не наблюдалось также в районах больших глубин, где температура относительно высока во всех слоях. На тех мелководных участках, где температура во всех слоях, в том числе у дна, очень низка (около -1,5 °С), скоплений также не наблюдалось. Скопления преднерестового минтая встречались в тех местах с относительно небольшими глубинами, в которых двухслойность вод выражена слабо, или не выражена, температура, и другие характеристики с глубиной меняются относительно плавно. Для нереста выбираются относительно

стационарные прибрежные водные массы, подверженные постепенному выхолаживанию с поверхности, без значительного подтока теплых глубинных вод.

Нерестилища не располагаются сплошной полосой на нерестовых изобатах. Районы плотных концентраций преднерестового и нерестующего минтая чередуются с участками, где значительных скоплений не наблюдается. На широтном разрезе через шельф обычно наблюдается один оптимум условий для нереста (связанный с глубиной и другими условиями среды), где формируются нерестовые концентрации, которые отличаются разнообразием конфигураций и размеров, или же нерестилище на разрезе может отсутствовать (Кузнецов, Грузевич, 2000; Кузнецов, 2001).

Время массового нереста зимне-нерестующего минтая варьирует в зависимости от температурных условий года, а также от широты. От температурных условий зависят и нерестовые изобаты минтая. В особо теплые годы (1996-1997 гг.) массовый нерест минтая в районе 54° - 55° с.ш. наблюдался уже в первой декаде марта. Севернее 55° с.ш. массового нереста в это время еще не было. Основные нерестовые концентрации наблюдались между изобатами 70-140 м. В районе 56° - 57° с.ш. массовый нерест наблюдался в последней декаде марта-начале апреля.

С изменением термического режима моря в сторону похолодания в 1998 г. произошло смещение времени массового нереста зимне-нерестующего минтая на более поздние сроки и перемещение основных нерестовых концентраций на большие глубины. В последние годы массовый нерест минтая у Западной Камчатки наблюдается в апреле.

После окончания массового нереста зимне-нерестующего минтая восточноохотоморского стада, у юго-западной Камчатки в районе 52° - 53° с.ш. на изобатах 190-400 м наблюдается формирование преднерестовых скоплений минтая весеннего нереста. Последний отличается от зимне-нерестующего временем икрометания, большими средними размерами половозрелых особей, иной динамикой численности, а также нерестом в иных гидрологических условиях (Котенев и др., 1998; Кузнецов, 2006). Во второй половине 90-х годов прошлого века в начале апреля большинство рыб в этих скоплениях находилось в преднерестовом состоянии, отдельные особи начинали нерестовать. В этот период в районе указанных широт нерест зимне-нерестующего минтая уже закончен. Локализация нерестилищ весенне-нерестующего минтая у юго-западной Камчатки устойчива в многолетнем плане. Ихтиопланктонные съемки начала 80-х годов прошлого столетия показывали наличие плотных концентраций икры на I стадии в конце апреля-мае и даже в мае-июне в этих же районах (Зверькова, 1987).

Концентрации весенне-нерестующего минтая не отличаются высокой плотностью, его взаимоотношения с зимне-нерестующим не изучены. В уловах

от минтая зимнего нереста он не регистрируется. Коммерческая ценность его велика и он является наиболее предпочитаемым объектом лова. Он имеет крупные размеры и обеспечивает высокий выход икры в период, когда в основных районах нереста коммерческая ценность минтая снижена. Общая численность минтая весеннего нереста значительно ниже, чем зимнего, но, возможно, в периоды потепления этот минтай имеет перспективы значительного увеличения численности. Для того чтобы эти перспективы могли реализоваться, необходимо обеспечение охраны этого минтая, его дальнейшее изучение.

На основе популяционных исследований, проведенных в лаборатории генетики ТИНРО в 1976-1988 гг., в Охотском море выделено 9 популяций и при этом отмечается, что представленная структура не полна, так как не исследованы показатели биохимического полиморфизма нерестовых скоплений в северо-восточном районе Охотского моря (Флусова, Богданов, 1986; Флусова, 1987). Указанными авторами отмечено, что минтай, обитающий в нерестовый период в конкретном районе, представляет собой самостоятельную географическую популяцию; изучение белкового полиморфизма показало, что рыб из каждого нерестового района, как правило, отличает генетическое своеобразие.

Таким образом, комплекс ихтиологических и генетических исследований показывает, что каждому нерестовому району соответствует локальная популяция, каждую из которых характеризует генетическое своеобразие. Такая ситуация может наблюдаться в том случае, если весь жизненный цикл исследованного объекта протекает в районе локального нерестилища, или, когда миграционная активность объекта высока, при наличии достаточно выраженного хоминга. Ясно, что первый вариант не применим к минтаю.

Не до конца выявленное множество генетически своеобразных популяций отражает обилие панмиктических единиц, приуроченных к локальным нерестилищам. В целом минтай северной части Охотского моря характеризуется иерархической популяционной структурой. Высший уровень в этой иерархии занимает общая популяционная система минтая северной части Охотского моря, следующий уровень – это восточноохотоморское и североохотоморское стада и низший уровень – панмиктические популяционные единицы, связанные с локальными нерестилищами.

Практические аспекты исследования популяционной структуры

Промысловое усилие распределяется по панмиктическим единицам минтая в северной части Охотского моря неравномерно. Распределение усилия в значительной мере связано с такими факторами, как ледовитость моря, доступность и коммерческая ценность улова. В связи с этим реальной является проблема изменения популяционной структуры стад, в том числе переход некоторых популяционных единиц в депрессивное состояние, что чревато снижением продуктивности стад. Факт снижения продуктивности популяционной

системы минтая северной части Охотского моря совершенно очевиден. Неблагоприятные изменения популяционной структуры под воздействием интенсивного промысла могут вносить свой вклад в это снижение.

Механизм перевода популяционной единицы минтая в депрессивное состояние можно наблюдать на примере весенне-нерестующего минтая Камчатско-Курильской подзоны (Кузнецов, 2006). В этой подзоне в силу климатологических и океанографических факторов преднерестовые скопления зимне-нерестующего минтая формируются раньше, чем в более северных участках камчатского шельфа, и обычно промысел начинается с этого района. К весне, когда в большинстве районов коммерческая ценность рыбы резко падает в связи с тем, что значительная ее часть уже отнерестовала или икра ее переходит в текучее состояние, промысел в Камчатско-Курильской подзоне снова привлекает рыбаков из-за наличия здесь скоплений крупного преднерестового весенне-нерестующего минтая. Таким образом, скопления минтая в указанной подзоне облавливаются чрезмерно, что проявляется в том, что в последние годы уловы на усилие здесь ниже, чем в других подзонах.

Существующая практика объединения лимитов на вылов минтая в Камчатско-Курильской и Западно-Камчатской подзонах создает определенные удобства для рыбаков, но она способствует снижению рыбопродуктивности первого указанного района промысла. Правильное выделение и раздельный выбор квот для Западно-Камчатской и Камчатско-Курильской подзон можно рассматривать как первую, хотя и недостаточную, меру по охране минтая весенне-нерестующей группировки.

Крупный минтай весеннего нереста десятилетия назад являлся объектом японского промысла. Еще до оборудования судов современными средствами навигации японские рыбаки находили его скопления, ориентируясь по высоким горам на северо-востоке и юго-юго-востоке от мест их дислокации, располагавшихся за 400-метровой изобатой в районе $51^{\circ}40'$ с.ш. Работавшие по российским квотам в 90-х годах XX в. японские промысловые суда в заключительный период путины всегда работали именно на скоплениях весенне-нерестующего минтая и имели уловы превосходного качества. К сожалению, то, что было известно японским рыбакам десятилетия назад, до сих пор не освоено российской рыбохозяйственной наукой и практикой.

Таким образом, при изучении популяционной структуры необходимо давать оценку состояния основных популяционных единиц, которые в первом приближении можно считать панмиктическими, под воздействием неравномерно распределенного промысла и при необходимости корректировать промысловое воздействие. Такая необходимость возникает в тех случаях, когда депрессивное состояние тех или иных популяционных единиц способствует снижению общей продуктивности стада.

ВЫВОДЫ

1. Совокупность особей минтая северной части Охотского моря представляет собой не суперпопуляцию, как нередко считают, а сложную, иерархически организованную популяционную систему. Следующий уровень в этой иерархии – восточноохотоморское и североохотоморское стада, низший уровень – панмиктические популяционные единицы, связанные с нерестилищами.

2. Промысловое усилие распределяется по популяционным единицам низкого уровня иерархии неравномерно, что создает предпосылки для изменения популяционной структуры стад, для перехода некоторых из этих единиц в депрессивное состояние, что чревато снижением общей продуктивности стад.

3. При изучении популяционной структуры необходимо давать оценку состояния основных единиц низкого уровня иерархии под воздействием неравномерно распределенного промысла и при необходимости корректировать промысловое воздействие.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авдеев Г.В., Смирнов А.В., Фронек С.Л. Основные черты динамики численности минтая северной части Охотского моря в 90-е годы // Изв. ТИНРО. 2001. Т. 128. Ч. I. С. 207-221.

Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб. М.: Пищевая промышленность, 1974. 246 с.

Беклимишев В.Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюлл. МОИП. Сер. биол. 1960. Т. 65. №2. С. 41-51.

Беклимишев К.В. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука, 1969. 292 с.

Борец Т.М., Смирнов А.В. Распределение личинок минтая в северной части Охотского моря. Сб. Тресковые дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО, 1986. С. 61-68.

Васильков В.П., Глебова С.Ю. Факторы, определяющие урожайность поколений минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) (Gadidae) Западной Камчатки // Вопросы ихтиологии. 1984. Т. 24. Вып. 4. С. 561-570.

Вдовин А.Н., Смирнов А.В. Пространственная структура и миграции половозрелого минтая *Theragra chalcogramma* Pallas (Gadidae) в Охотском море. Сб. Биологические ресурсы Тихого океана. М.: ВНИРО, 1992. С. 5-9.

Вышегородцев В.А. О размножении минтая *Theragra chalcogramma* (Pall.) в северо-западной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1978. Т. 102. С. 58-60.

Вышегородцев В.А. Притауйская популяция минтая. Сб. Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток: ТИНРО, 1981. С. 89-99.

Давыдов И.В. Режим вод западнокамчатского шельфа и некоторые особенности поведения и воспроизводства промысловых рыб // Изв. ТИНРО. 1975. Т. 97. С. 63-82.

Зверькова Л.М. Внутривидовая структура минтая в Охотском море. Сб. Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток: ТИНРО, 1981. С. 41-56.

- Зверькова Л.М.* Пространственная структура района воспроизводства минтая в северной части Охотского моря // Вопросы ихтиологии. 1987. Т. 27. Вып. 3. С. 414-420.
- Зверькова Л.М.* Характеристика минтая западной части ареала (Охотское море, северная часть Японского моря, Тихий океан у побережья Южных Курил). Сб. Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных водах. Южно-Сахалинск, 1998. Т. 2. С. 7-26.
- Карманов Г.Е.* Некоторые особенности динамики западнокамчатских вод в период воспроизводства минтая (*Theragra chalcogramma* Pallas). Сб. Экология и условия воспроизводства рыб и беспозвоночных дальневосточных морей и северо-западной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО, 1982. С. 3-10.
- Качина Т.Ф., Сергеева Н.П.* Динамика численности восточноохотоморского минтая. Сб. Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток: ТИНРО, 1981. С. 19-27.
- Коновалов С.М.* Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л.: Наука, 1980. 237 с.
- Котенев Б.Н., Кузнецов В.В., Кузнецова Е.Н.* Запас восточноохотоморского минтая *Theragra chalcogramma* и его распределение в нерестовый период // Вопросы ихтиологии. 1998. Т. 38. №6. С. 776-786.
- Кузнецов В.В.* Запас минтая у Западной Камчатки // Рыбное хозяйство. 2001. №1. С. 21-24.
- Кузнецов В.В.* Оценка запаса на основе проведения тралово-акустических съемок с визуальной регистрацией акустической записи (на примере минтая, в условиях промыслового судна. Сб. Методические аспекты исследований рыб морей Дальнего Востока. М.: ВНИРО, 2006. С. 165-181.
- Кузнецов В.В., Грузевич А.К.* Мониторинг запасов минтая // Рыбное хозяйство. 2000. Вып. 2. С. 22-24.
- Кузнецов В.В., Котенев Б.Н., Кузнецова Е.Н.* Биологическое состояние восточноохотоморского минтая в нерестовый период и гидрологические условия в районе нерестилищ. Тез. Докл. 1-го Конгресса ихтиологов России (Астрахань). М.: ВНИРО, 1997. С. 89.
- Кузнецов В.В., Мина М.В.* Исследование популяционной структуры в связи с проблемами динамики численности рыб. Сб. Всесоюзная конференция по теории формирования численности рыб. М., 1985. С. 21-26.
- Майр Э.* Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
- Микулич Л.В.* Икра и личинки рыб из северной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1959. Т. 47. С. 193-195.
- Мина М.В.* О популяционной структуре вида у рыб: к оценке некоторых гипотез // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39. №3. С. 453-460.
- Мина М.В.* Микроэволюция рыб. М.: Наука, 1986. 208 с.
- Овсянников Е.Е.* Особенности распределения икры минтая у Западной Камчатки // Изв. ТИНРО. 1999. Т. 126. С. 246-251.
- Пушников В.В.* Результаты мечения минтая в юго-западной части Охотского моря // Рыбное хозяйство. 1977. №4. С. 17-19.

- Пушников В.В. Пространственная структура минтая Охотского моря // Изв. ТИНРО. 1978. Т. 102. С. 90-96.
- Пушников В.В. Результаты мечения охотоморского минтая. Сб. Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток: ТИНРО, 1987. С. 203-208.
- Ройс В.Ф. Введение в рыбохозяйственную науку. М.: Пищевая промышленность, 1975. 272 с.
- Темных О.С. Функциональная структура ареала минтая в Охотском море // Биология моря. 1989. №6. С. 22-30.
- Темных О.С. Пространственно-размерная структура минтая Охотского моря в летний период // Вопросы ихтиологии. 1990. Т. 30. Вып. 4. С. 598-608.
- Фадеев Н.С. Распределение минтая в северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. 1975. Т. 96. С. 143-148.
- Фадеев Н.С. Распределение икры минтая в северной части Охотского моря // Рыбное хозяйство. 1984. №12. С. 22-25.
- Фадеев Н.С. Нерестилища и сроки размножения минтая северной части Охотского моря. Сб. Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток: ТИНРО, 1987. С. 5-23.
- Фадеев Н.С. Регулирование промысла минтая на севере Охотского моря // Рыбное хозяйство. 1988. №11. С. 33-36
- Фадеев Н.С. Урожайность поколений североохотоморского минтая // Вопросы рыболовства. 2001. Т. 2. №2(6). С. 299-318.
- Флусова Г.Д., Богданов Л.В. Популяционная структура минтая по данным генетических исследований. Сб. Тресковые дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО, 1986. С. 79-88.
- Флусова Г.Д. Популяционная структура минтая. Сб. Генетические исследования гидробионтов. М.: ВНИРО, 1987. С. 80-94.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дулепова Е.П. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО, 1993. 426 с.
- Altukhov Yu.P. The stock concept from the viewpoint of population genetics // Canad. J. Fish and Aquat. Sci. 1981. V. 38. №12. Pp. 1523-1538.
- Dobzhansky Th. Mendelian populations and their evolution // Amer. Natur. 1950. V. 84. №819. Pp. 401-418.
- Dobzhansky Th. A review of some fundamental concepts and problems of population genetics // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1955. V. 20. Pp. 1-15.
- Dobzhansky Th. Genetics of evolutionary process. N.Y. Columbia Univ. Press. 1970. 505 p.
- Iwata M. Population identification of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in the vicinity of Japan // Met. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1975. V. 22. Pp. 193-258.
- Iwata M., Hamai I. Local forms of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, classified by number of vertebrae // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1972. V. 38. №10. Pp. 1129-1142.

Kobayashi T. Walleye pollock fishery and the utilization of the stock along the Pacific coast of Japan // Report of Fish. Resources Investigation by Scientists of the Fish. Agency Jap. Government. 1985. № 24. Pp. 47-64.

Koyachi S., Hashimoto R. Preliminary survey of variations of meristic characters of walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas) // Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab. 1977. №38. Pp. 17-40.

Larkin P.A. An epitaph for the concept of maximum sustained yield // Trans. Amer. Fish. Soc. 1977. V. 106. №1. Pp. 1-11.

McDonald J. The stock concept and its application to British Columbia salmon fisheries // Canad. J. Fish and Aquat. Sci. 1981. V. 38. №12. Pp. 1657-1664.

Miyake H., Hamabayashi R., Jshigam M., Sano M. Recent sharp decrease in walleye pollock egg abundance in Nemuro Strait, Hokkaido // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. 1993. №42. Pp. 113-199.

POPULATION STRUCTURE OF WALLEYE POLLOCK *THERAGRA CHALCOGRAMMA* STOCK IN THE NORTHERN OKHOTSK SEA AND PROBLEMS OF ITS FISHERY UTILIZATION

© 2008 y. V.V. Kuznetsov, B.N. Kotenev, E.N. Kuznetsova

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow

The analysis of existent data on the population structure of walleye pollock in the northern Okhotsk Sea, where the catches of the given species are maximal for the Russian EEZ, is made. It is shown that community of pollock individuals in this region is not a superpopulation, as it is often supposed, but represents a complex, hierarchically organized population system. The East Okhotsk and North Okhotsk stocks are on the next level in this hierarchy, and the lowest level is represented by the panmictic population units associated with the spawning grounds. The fishing effort is shared irregularly among the low-level population units of the hierarchy that creates premises for changes in population structure of stocks and for transition of some units to the depressive state. This involves a probability of a decrease in total productivity of stocks. When studying the population structure, it is necessary to assess the state of the population units under impact of the irregularly distributed fishery and, if needed, to correct the fishing effort. The mechanism of transition of population unit to the depressive state and way of correction of fishery impact are shown by the example of spring-spawning pollock in the Kamchatka-Kuril subzone of the Okhotsk Sea.