

БИОЛОГИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.562–116 (265.54)

**ВОЗРАСТНАЯ ДИНАМИКА ПОЛОВОГО СОСТАВА
ПРИМОРСКОГО МИНТАЯ *THERAGRA CHALCOGRAMMA*
(ЯПОНСКОЕ МОРЕ)**

© 2015 г. А. Н. Вдовин, В. А. Нуждин, М. И. Бойко

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр, Владивосток, 690600
E-mail: vdovin@tinro.ru

Поступила в редакцию 19.11.2014 г.

Показано, что в водах Приморья соотношение полов у минтая имеет выраженную возрастную динамику. Самцы преобладают в первых трех возрастных группах. В возрасте массового полового созревания (3+) соотношение полов становится близким к 1:1, после чего доля самцов начинает резко снижаться. Последние три возрастные группы (9+ – 11+) представлены только самками. В целом в популяции соотношение полов составляет 1,4:1,0 в пользу самцов. У половозрелых рыб самцов больше, чем самок, в 2,9 раза за счет более раннего созревания самцов.

Ключевые слова: минтай *Theragra chalcogramma*, соотношение полов, половое созревание, нерест, Японское море.

ВВЕДЕНИЕ

Соотношение полов имеет функциональную связь с интенсивностью репродукции и гомеостазом популяций. Половая структура динамична и в своей динамике тесно связана с возрастной структурой популяции. Это зависит от изменения соотношения числа самцов и самок в разных возрастных группах (Шилов, 2001). Применительно к минтаю данные о соотношении полов и половом созревании необходимы для оценки запаса по учетной выметанной икре минтая (Фадеев, 1986а, 1999).

Специализированных исследований по динамике полового состава приморского минтая не проводилось. Между тем данный вид имеет важное промысловое значение для Приморского края. В отдельные годы он лидировал по вылову в этом районе, а в первую половину 1980-х гг. объемы его вылова достигли максимума (136 тыс. т), хотя и уступали объемам вылова сардины *Sardinops melanostictus* (Гаврилов, 1998).

Цель работы — изучить соотношение полов в течение жизненного цикла минтая и оценить соотношение полов среди половозрелых особей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы материалы, собранные в научно-исследовательских рейсах, выполненных на морской акватории Приморского края (у материкового побережья российских вод Японского моря) в 1978–2013 гг.

Возраст определяли по отолитам и чешуе (Нуждин, 2008) у 4088 особей. Данный материал был использован для составления размерно-возрастных ключей, определения доли половозрелых рыб, способных принять участие в нересте, и соотношения самцов и самок в каждой возрастной группе — от 0+ до 11+. Для расчета среднемноголетнего возрастного состава не использовали съемки, где отсутствовали особи старше 10+ и моложе 1+. Из 38 съемок было отобрано 11 с общим количеством промеров 35,6 тыс. экз.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Принято считать, что соотношение полов у минтая близко к 1:1 (Шунтов и др., 1993). При оценке запасов по численности икры определение доли отнерестившихся самок является одним из ключевых методических моментов. Расчет доли отнерестившихся (и покинувших нерестилище) самок основан на постулате равного количества самцов и самок, участвующих в нересте (Фадеев, 1986а, 1999).

Динамика соотношения полов в большинстве районов дальневосточных морей

примерно сходна: в начале нереста преобладают самки, в разгар нереста резко возрастает количество самцов, доля которых к концу нереста начинает уменьшаться (рис. 1, а). Отметим, что в течение всего нерестового периода в среднем преобладают самцы. В водах Приморского края четкую закономерность в динамике соотношения полов среди нерестящихся особей выявить трудно, поскольку здесь обитают две популяции: осенне- и весенненерестующие (Фадеев, 1981; Нуждин, 1987). Четкая тенденция проявляется только в пик нереста весенненерестующей (южно-приморской) популяции минтая, на которой и базируется промысел (Нуждин, 2008) (рис. 1, б).

Различия в соотношении полов в районе нереста, несомненно, связаны с особенностями нерестового поведения. По наблюдениям Сакураи (Sakurai, 1983, 1989 — цит. по: Шунтов и др., 1993), у минтая в экспериментальных условиях вымету половых продуктов предшествует соперничество самцов за самку, в процессе которого образуются пары для размножения. Похожее поведение наблюдается у другого представителя тресковых Gadidae — пикши *Melanogrammus aeglefinus*. До образования пар рыбы сбиваются в группы по четыре особи: три самца и одна самка. Самцы проявляют агрессивное поведение друг к другу. При этом отношения между мелкими самцами агрессивнее, чем между крупными (Hawkins et al., 1967). Байрд и Олла (Baird, Olla, 1991) считают мнение Сакураи об агрессивном поведении самцов минтая ошибочным и полагают столкновения между ними случайными. По их мнению, столкновения возникали из-за небольших размеров экспериментального бассейна. Образование групп и создание пары имеет место в обоих экспериментах с минтаем. Байрд и Олла (Baird, Olla, 1991) полагают, что создание пары необходимо для первого физического контакта, который инициирует начало икрометания у самки. Иначе говоря, самец, вступивший в контакт с самкой, оплодотворяет первую микропорцию икры. Из обобщенной информации Шунтова

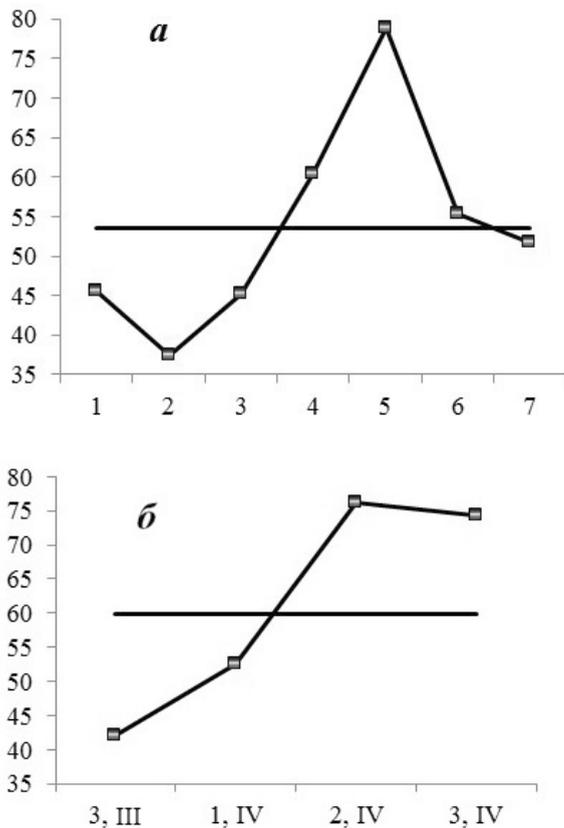


Рис. 1. Доля самцов минтая в период нереста у Юго-Западной Камчатки (а) и в пик нереста в водах Приморья (б), % (по: Фадеев, 1986а); а: 1–7 — январь-июль 1963–1984 гг.; б: 3, III — 3-я декада марта; 1, IV — 3, IV — 1-я — 3-я декады апреля 1989–1991 гг., (—) — средняя доля самцов.

с соавторами (1993) следует, что самки минтая выметывают от 4 до 9 микропорций икры за 18–29 сут. В эксперименте Байрда и Олла (Baird, Olla, 1991) среднее количество выметов икры за 8 сут. составляло 11. Они полагают, что частые икрометания самок стимулируются непосредственной близостью самцов и особенно контактами с ними. Одна самка оплодотворялась двумя–тремя самцами. При этом они предполагают, что один самец имеет возможность оплодотворить не одну самку. Можно полагать, что в процессе размножения у минтая преобладает полиандрия, но может иметь место и полигамия. Такой механизм размножения позволяет существенно повысить степень свободного скрещивания (Яблоков, 1980). Мы не нашли сведений в литературе о том, сколько порций спермы выметывает самец во время нереста, но известно, что самцы на нерестилищах находятся дольше. Преобладание самцов на нерестилищах достигается именно большей продолжительностью их нахождения на нерестилищах (Шунтов и др., 1993). Однако имеются два обстоятельства, которые противоречат этому устоявшемуся положению. Во-первых, в пик нереста самцов больше, чем самок, в 1,5–4,0 раза (рис. 1). В водах Приморья в это время в нерестовых скоплениях находится значи-

тельная часть производителей. Нарушение хода учетной весенней съемки, из-за которого не удается провести траления на нерестилищах, ведут к существенному недоучету запасов минтая в водах Приморья (Вдовин, Соломатов, 2013). Во-вторых, в нагульных скоплениях минтая наблюдается некоторое преобладание самцов (Шунтов и др., 1993).

В нашей выборке преобладание самцов наблюдается в первые три года жизни (рис. 2). В возрасте 3+, когда темпы полового созревания резко возрастают, соотношение полов становится близким к 1:1, после чего доля самцов начинает резко снижаться. Последние три возрастные группы (9+ – 11+) представлены только самками. В целом в контрольных уловах съемок наблюдается небольшое преобладание самок (в 1,2 раза). Преимущество самцов в младших возрастных группах нивелируется, поскольку эти группы вследствие селективного отбора тралом характеризуются невысокой относительной численностью в уловах: на возраст 0+ – 2+, где преобладают самцы, приходится 21%, а на возраст 4+ – 11+, где преобладают самки, – 40% (рис. 3). Соотношение полов у половозрелых рыб иное, поскольку темпы полового созревания у самцов выше, чем у самок, что характерно для минтая (Варкентин, 2011). У при-

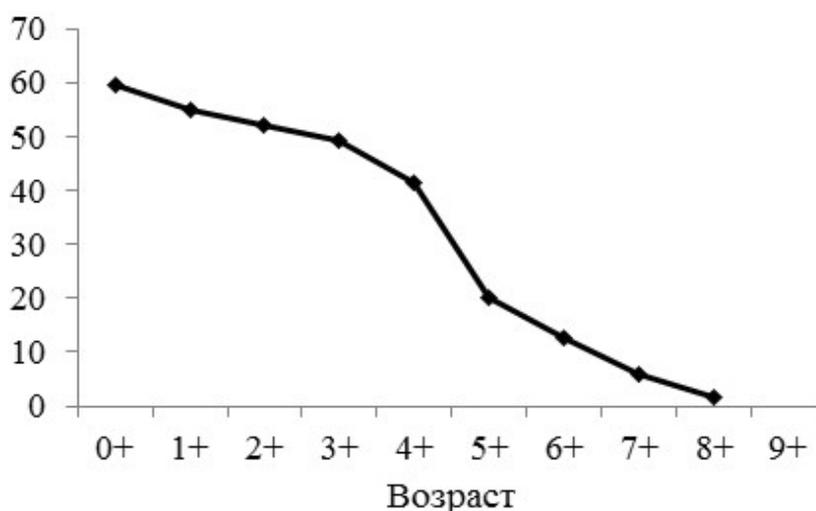


Рис. 2. Доля самцов минтая *Theragra chalcogramma* в разных возрастных группах в водах Приморья, %.

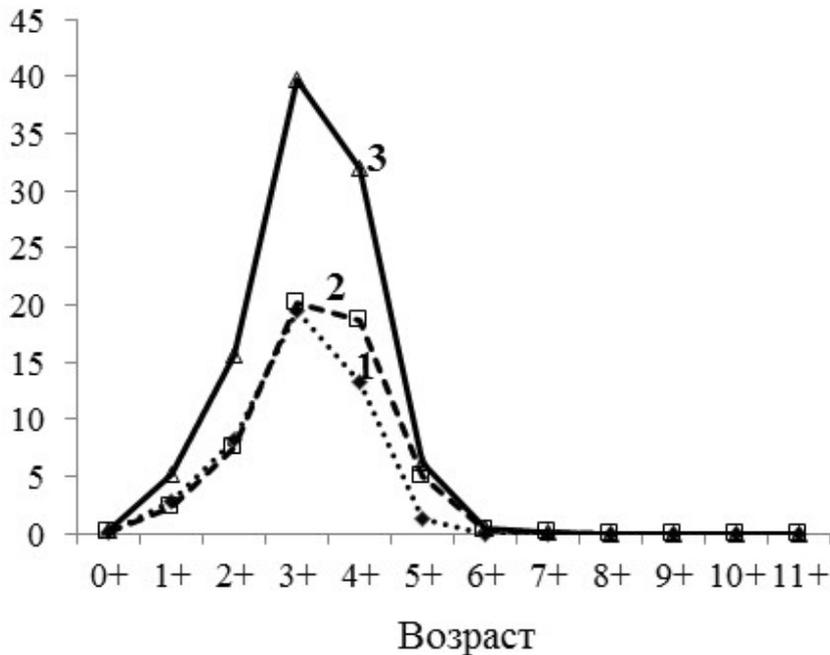


Рис. 3. Распределение относительной численности минтая *Theragra chalcogramma* по возрастным группам в водах Приморья, % (объем всей выборки составляет 100%): 1 — самцы, 2 — самки, 3 — оба пола.

морского минтая вследствие разных темпов полового созревания самцов и самок половая дифференциация проявляется даже в возрасте массового полового созревания: самцы в массе созревают на четвертом году жизни, а самки — на пятом (рис. 4). Вследствие более раннего созревания численность половозрелых самцов в возрасте 2+ превосходит таковую самок в 11 раз, а в возрасте 3+ — в два. В старших возрастных группах преобладают самки. В целом, по данным контрольных тралений, соотношение полов среди половозрелых рыб становится близким к 1:1 (49,5 и 50,5% самцов и самок соответственно). Если исходить из возрастного состава уловов, то постулат о том, что «истинное соотношение полов» в популяции близко 1:1, оказывается достоверным. Однако возрастной состав рыб в уловах не идентичен возрастному составу популяции. Численность каждой возрастной группы по мере старения уменьшается и связана со смертностью экспоненциальной зависимостью:

$$N_t = N_0 e^{-Zt}, \quad (1)$$

где N_0 — численность в интересующий нас

начальный момент времени, N_t — численность через определенный промежуток времени t , Z — мгновенная общая смертность, e — экспонента (Рикер, 1979).

Возрастной состав популяции обычно тождествен распределению численности последовательных возрастных групп в течение жизни поколения (модель лабораторных пробирок), хотя при появлении урожайных поколений могут наблюдаться значительные отклонения (Пианка, 1981).

Если рассматривать обычную (преобладающую в многолетнем аспекте) ситуацию, то совершенно очевидно, что возрастная группа 2+ (в которой начинают появляться половозрелые особи) многочисленнее, чем следующая за ней возрастная группа 3+. Восстановить численность предыдущей возрастной группы мы можем либо через мгновенную общую смертность (см. выражение (1)), либо через выживаемость S .

Выживаемость, в свою очередь, равна либо

$$S = e^{-Zt}, \quad (2)$$

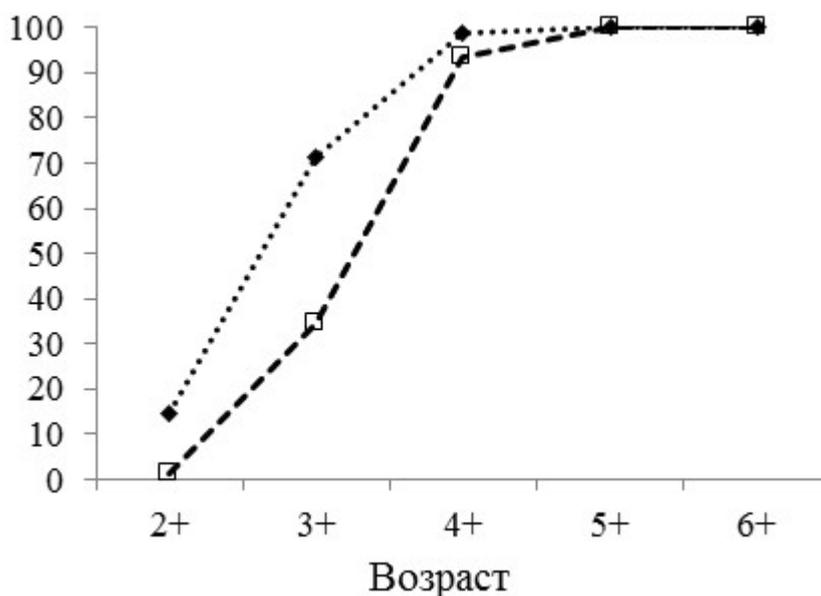


Рис. 4. Доля половозрелых особей в разных возрастных группах у самцов и самок минтая *Theragra chalcogramma* в водах Приморья, %: (···) — самцы, (—) — самки.

либо $S = 1 - A$, где A — общая годовая смертность; $A = u + v$, где u и v — смертность от промысла и от естественных причин соответственно. В свою очередь $Z = \mu + \phi$, где μ и ϕ — мгновенные естественная и промысловая смертность (Рикер, 1979).

Мы использовали имеющиеся у нас данные по промыслу и сведения из литературных источников (Зверькова, 2003) по естественной смертности минтая в северной части Японского моря. По данным Зверьковой, мгновенная естественная смертность в возрасте 2–3 лет равна 0,46, а в возрасте 4–7 лет — 0,29. По имеющимся у нас данным распределения численности среди возрастных групп от 4 до 7 лет мы рассчитали общую годовую смертность по методу Гейнке (Рикер, 1979), величина которой составила 0,51. Соответственно коэффициент мгновенной общей смертности Z будет равен 0,70. Доля изъятия u за период исследования составила в среднем 0,23. Отсюда мгновенная естественная смертность $\mu = 0,44$, т.е. в 1,5 раза выше, чем у Зверьковой. Точно оценить, какая оценка естественной смертности является более реалистичной — наша или Зверьковой, мы не имеем возможности

по ряду причин. Во-первых, данные по возрастному составу очень динамичны и они не могут быть идентичны у разных исследователей. Во-вторых, сведения по вылову зачастую искажены и могут быть многократно занижены (Вдовин, 2005). В-третьих, разные методы расчета смертности не дают одинаковых результатов.

Мы использовали оценки естественной и промысловой смертности, минимальные из имеющихся. Используя размерность годовых коэффициентов смертности, мы получили $u = 0,23$, $v = 0,37$, $A = 0,6$ и $S = 0,4$. Исходя из выражений (1) и (2) мы «восстанавливаем» численность возрастной группы 2+, деля численность возрастной группы 3+ на S . Соотношение самцов к самкам у половозрелых особей при этом становится 1,2:1. Преобладание самцов отмечается в двух первых возрастных группах, а в более старших возрастных группах преобладают самки (рис. 5, а). Небольшое преобладание самцов позволяет предположить, что самки на нерестилищах проводят короткое время, а самцы — длительное. Конкретных сведений о времени нахождения самок и самцов на нерестилищах мы не встретили среди

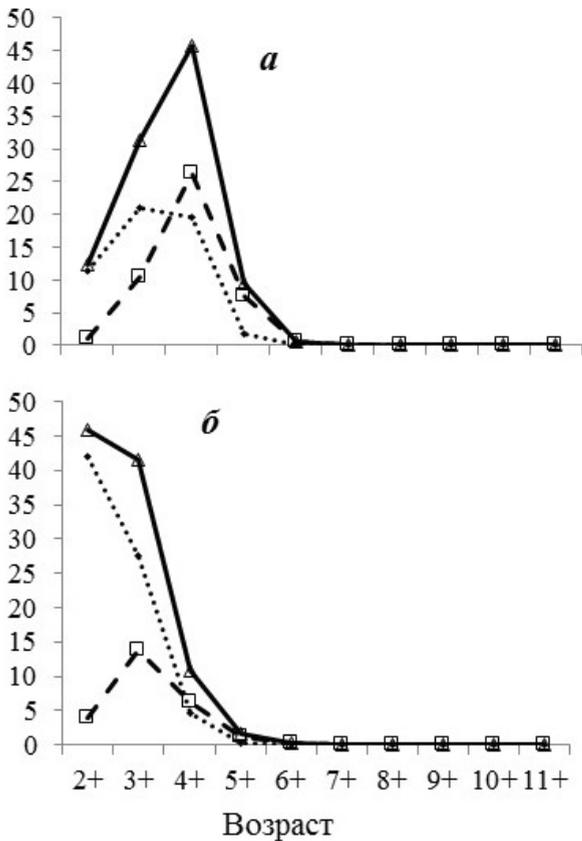


Рис. 5. Распределение относительной численности минтая (%) *Theragra chalcogramma* в водах Приморья по возрастным группам: а — численность возрастной группы 2+ скорректирована при помощи данных по смертности; б — численность всех возрастных групп скорректирована с помощью экспоненциального уравнения; (···) — самцы, (---) — самки, (—) — оба пола.

множества работ по биологии минтая. Есть конкретные сведения о соотношении производителей разных стадий зрелости в период нереста в одних и тех же районах и в небольшой промежуток времени (от 4 до 33 сут.) (Фадеев, 1986б). Среди преднерестовых и нерестовых особей доля отнерестившихся составляет от 2,6 до 72,5 (!)%. Распространено мнение, что самки первыми покидают пределы нерестилищ. Определить местоположение пределов у нерестящегося в толще воды минтая, разумеется, невозможно. Преобладание самок в местах, отдаленных от нерестилищ, в начале нагула логичнее объяснить их высокой миграционной активностью, которая наиболее ярко проявляется в размерной группе 40–50 см (Вдовин, Смирнов, 1992).

Думается, что используемые нами цифры смертности являются заниженными. Иная картина прослеживается при выравнивании данных возрастного ряда 3+ — 11+ по экспоненциальной зависимости. Коэффициент детерминации для разных вариантов набора данных колеблется от 0,88 до 0,98.

Мы выбрали вариант с самым высоким коэффициентом детерминации (рис. 6). Доля самцов среди половозрелых рыб составила 74,6%, т.е. самцов было в 2,9 раза больше, чем самок. Данное соотношение, скорее всего, является оптимальным для создания групп, из которых создается

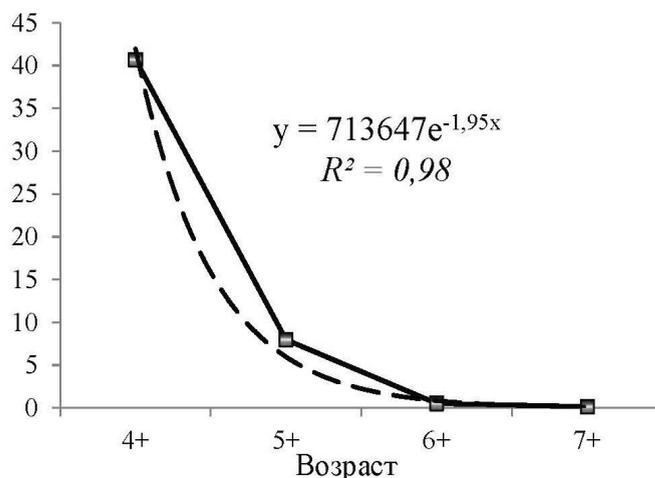


Рис. 6. Распределение относительной численности минтая *Theragra chalcogramma* в водах Приморья по возрастным группам, %; (---) — экспоненциальный тренд.

пара. Проявления агрессии между самцами не прослеживается, хотя преимущество при создании пары имеют более крупные самцы (Baird, Olla, 1991).

По совокупности всех возрастных групп среди половозрелых и неполовозрелых рыб соотношение самцов и самок составило 1,4:1,0. Возрастание доли самцов среди половозрелых рыб определяется более высокими темпами их полового созревания. Разумеется, соотношение полов не может быть постоянным, особенно среди половозрелых рыб. По мнению многих исследователей, изменение соотношения полов у рыб является в большинстве случаев адаптивным. Из биотических факторов на регуляцию соотношения полов, прежде всего, может оказывать влияние уровень численности (Никольский, 1974; Брыков и др., 2008). Согласно нашим расчетам, у минтая в водах Приморья среди половозрелых рыб более половины нерестовых самцов представлены младшей возрастной группой (рис. 5, б). На долю крупных самцов длиной более 38 см (начиная с возраста 4+ и старше), которые имеют преимущество при создании нерестовых пар, приходится всего 10%. Среди этих возрастных групп нерестовых самок в 1,5 раза больше, чем самцов. Из этого следует, что предположение Байрда и Олла (Baird, Olla, 1991) о возможности оплодотворения одним самцом больше одной самки правомочно. Можно предположить, что при вступлении в нерестовый запас урожайного поколения преобладание мелких самцов (в возрасте 2+—3+) будет многократным. В этом случае есть вероятность пропуска нереста многими мелкими самцами. По мнению Семенченко (1989), наличие скороспелых самцов (которые часто не участвуют в нересте) в популяции служит своеобразным резервом в годы депрессии стада и резких сдвигов в структуре популяции от оптимальных значений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При расчете соотношения полов у минтая использование возрастного состава уловов может исказить результаты вплоть

до концептуальных. Наблюдения за нерестом минтая в экспериментальных условиях показывают, что равновесное соотношение полов при нересте минтая маловероятно, поскольку образованию нерестовой пары предшествует создание группы из нескольких самцов и одной самки.

Согласно выборочным данным, в водах Приморья соотношение полов у минтая имеет выраженную возрастную динамику. Самцы преобладают в первых трех возрастных группах. В возрасте массового полового созревания (3+) соотношение полов становится близким к 1:1, после чего доля самцов начинает резко снижаться. Последние три возрастные группы (9+—11+) представлены только самками. В целом в популяции соотношение полов составляет 1,4:1,0 в пользу самцов. Среди половозрелых рыб самцов больше самок в 2,9 раза за счет более раннего созревания первых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Брыков В. А., Кухлевский А. Д., Шевляков Е. А. и др. Регуляция соотношения полов в популяциях горбуши (*Oncorhynchus gorbusha*) и кеты (*O. keta*): возможные причины и механизмы изменения соотношения полов // Генетика. 2008. Т. 44. № 7. С. 1—7.
- Варкентин А. И. Половое созревание минтая (*Theragra chalcogramma*) в северной части Охотского моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2011. Вып. 22. С. 49—62.
- Вдовин А. Н. Изучение состояния запасов основных промысловых рыб в водах Приморья // Изв. ТИНРО. 2005. Т. 141. С. 74—102.
- Вдовин А. Н., Смирнов А. В. Пространственная структура и миграции половозрелого минтая в Охотском море // Биологические ресурсы Тихого океана. М.: ВНИРО, 1992. С. 5—19.
- Вдовин А. Н., Соломатов С. Ф. Состояние и динамика запасов рыб в морских водах Приморья (Японское море)

в 1983–2011 гг. // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. 2013. Вып. 29. С. 92–103.

Гаврилов Г.М. Состав, динамика численности и промысел рыб в экономической зоне России и прилегающих водах Японского моря // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 124. С. 271–319.

Зверькова Л.М. Минтай. Биология, состояние запасов. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2003. 248 с.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. М.: Пищ. пром-сть, 1974. 447 с.

Нуждин В.А. Распределение икры и личинок минтая в северо-западной части Японского моря // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток: ТИНРО-Центр, 1987. С. 74–80.

Нуждин В.А. Биология и состояние запасов минтая *Theragra chalcogramma* в водах Приморья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2008. 24 с.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 400 с.

Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1979. 408 с.

Семенченко А.Ю. Приморская сима. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. 192 с.

Фадеев Н.С. Сроки размножения и нерестовых подходов минтая // Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток: ТИНРО, 1981. С. 3–18.

Фадеев Н.С. Особенность динамики полового состава западнокамчатского минтая в период нереста // Тресковые дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО, 1986а. С. 57–60.

Фадеев Н.С. Распределение минтая на севере Охотского моря по промысловым данным // Там же. 1986б. С. 29–34.

Фадеев Н.С. Методика оценки запасов минтая по численности икры и размерно-возрастному составу // Биология моря. 1999. Т. 25. № 3. С. 246–249.

Шилов И.А. Экология. М.: Высш. шк., 2001. 512 с.

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

Яблоков А.В. Фенетика. М.: Наука, 1980. 132 с.

Baird T. A., Olla B. L. Social and reproductive behavior of a captive group of walleye pollock *Theragra chalcogramma* // Environ. Biol. Fishes. 1991. V. 30. P. 295–301.

Hawkins A. D., Chapman K. J., Symonds D. J. Spawning of haddock in captivity // Nature. 1967. V. 215. №5104. P. 923–925.

AGE AND SEX DYNAMICS OF WALLEYE POLLOCK *THERAGRA CHALCOGRAMMA* IN PRIMORIE WATERS (SEA OF JAPAN)

© 2015 y. A. N. Vdovin, V. A. Nuzhdin, M. I. Boiko

Pacific Research Fisheries Centre, Vladivostok, 690600

It is shown that in the waters of Primorye sex ratio is expressed pollock age dynamics. Males prevail in the first three age groups. In the age of mass sexual maturation (3+) sex ratio becomes close to 1: 1 after which the proportion of males begins to decline sharply. The last three age groups (9+ –11+) represented only by females. In the general in population, it is 1.4: 1 in favor of males. In adult fishes males more than females by 2.9 times due to earlier maturation of males.
Keywords: pollock *Theragra chalcogramma*, sex ratio, sexual maturation, spawning, Sea of Japan.