

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИКРЫ И ЛИЧИНОК МИНТАЯ

© 2017 г. О.А. Булатов

*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии, Москва, 107140
E-mail: obulatov@vniro.ru*

Поступила в редакцию 27.09.2016 г.

Исследования показали, что вертикальное распределение икры и личинок минтая в границах шельфа и за его пределами существенно различается. Если на шельфе развитие икры протекает в приповерхностных слоях, то за пределами шельфа, в мезопелагиали, на горизонтах 200–500 м. Личинки минтая на ранних этапах развития в шельфовой зоне обитают в слоях 10–50 м и более, а по мере развития опускаются в более глубокие горизонты. Скорость вертикального дрейфа икры после вымета существенно больше в зоне шельфа, составляя в среднем 2 мм/с, тогда как в мезопелагиали она на порядок ниже. Личинки минтая имеют выраженную суточную ритмику, заключающуюся в том, что они избегают максимальной и минимальной освещенности. Различные экологические условия, при которых происходит нерест и развитие минтая, позволяют этому виду широко использовать экологические ниши, что обеспечивает при благоприятных условиях быстрый рост численности.

Ключевые слова: вертикальное распределение, икра, личинки, минтай, эпипелагиаль, пелагиаль, мезопелагиаль, экологические условия, развитие, слои, горизонты.

ВВЕДЕНИЕ

Особенности размножения морских рыб характеризуются тем, что многие виды имеют пелагическую икру, которая после оплодотворения всплывает, что связано с ее меньшим удельным весом по сравнению с морской водой (Kendall, 2001). Первой работой, посвященной вопросу вертикального распределения икры минтая, видимо, можно считать статью Кагановской (1950), в которой автор, основываясь на результатах поверхностных обловов сетью ИКС-80, сделала вывод о том, что подавляющая часть икры развивается в верхнем 1-метровом слое воды. В дальнейшем это мнение настолько укоренилось, что широко использовалось не только для изучения особенностей количественного распределения икры, но и для оценки запасов.

Однако исследования ряда авторов (Горбунова, 1954; Полутов, Триполь-

ская, 1954; Серобаба, 1971, 1974; Nishiyama et al., 1986; Nakatani, Maeda, 1987; Nakatani, 1988; Kim, 1989; Kendall et al., 1994; Буслов, Тепнин, 2002; Smart et al., 2013) убедительно показали ошибочность данного вывода. Автору потребовалось провести специальные работы (Булатов, 1982), которые показали, что, действительно, абсолютные показатели уловов икры и личинок за 15-минутный поверхностный облов сетью ИКС-80 больше, однако при расчете их концентраций на 1 м³ они оказались значительно, на 2–3 порядка, меньше значений вертикального лова.

Основная цель работы — обобщение данных, полученных при исследовании особенностей вертикального распределения икры и личинок минтая в различных районах его ареала от побережья Северной Америки до берегов Японии и полуострова Кореи.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ИКРЫ

В заливе Аляска детальные работы по изучению особенностей вертикального распределения икры в период массового нереста (начало апреля) выполнял Ким (Kim, 1989). Согласно полученным данным, в проливе Шелихова, где наблюдается основной нерест минтая, 49,7% от уценного количества в уловах икры развивалось глубже 216 м, тогда как в верхнем 108-метровом слое отмечалось всего 1,5% (рис. 1). После оплодотворения икра, развиваясь, поднималась в более высокие слои, но не выше 160-метровой глубины. Затем она опускалась в более глубокие горизонты, а перед выклевом эмбрионы вновь всплывали в горизонты 130–220 м, но поверхностных слоев так и не достигали.

Дальнейшие исследования, выполненные американскими учеными (Kendall et al., 1994), подтвердили, что икра по мере развития всплывает в более высокие слои воды, не достигая поверхностного слоя. Если на первой стадии развития икра находилась в 200-метровом слое, то икра на 3-й стадии развития встречалась в уловах в слое 50–100 м.

В восточной части Берингова моря первые работы по изучению особенностей вертикального распределения икры минтая в зимний период были выполнены автором. В феврале–марте 1984 г. над значительными глубинами юго-восточной части Алеутской котловины, возле о. Богослова послонные обловы сетью ИКС-80 производили по следующим горизонтам: 0–50, 0–100, 0–200, 0–300, 0–400 м.

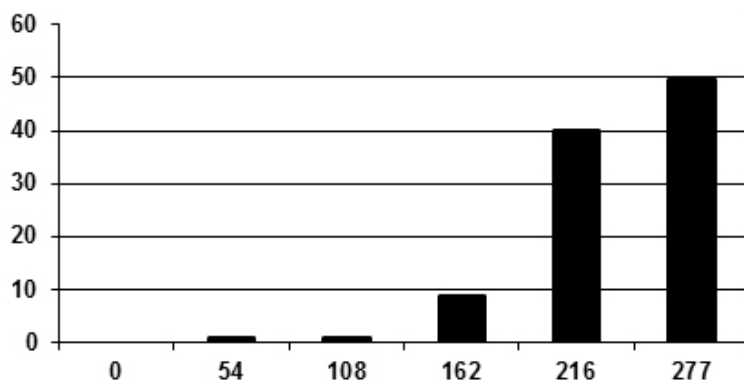


Рис. 1. Вертикальное распределение икры минтая в проливе Шелихова, зал. Аляска, в апреле 1986 г. (по оси ординат, %); по оси абсцисс здесь и на рис. 2–10 — глубины, м (по: Kim, 1989).

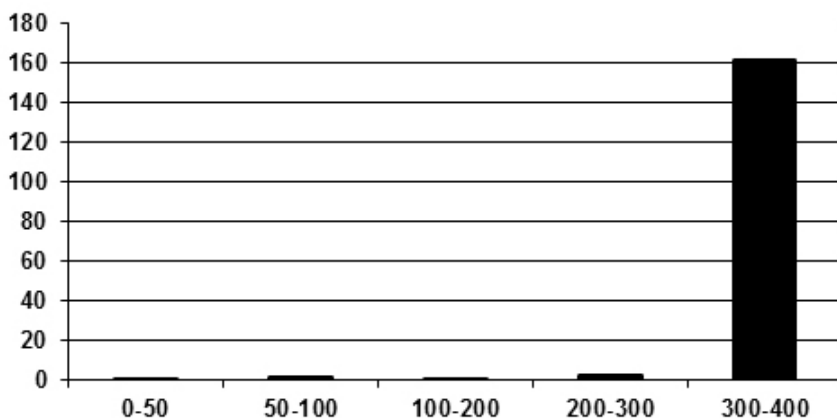


Рис. 2. Концентрация икры минтая (по оси ординат, шт/м³) в различных слоях воды на нерестилище о. Богослова, юго-восточная часть Алеутской котловины, в марте 1984 г.

Результаты показали, что на станциях, находящихся в удалении от центра нереста, икра в слое выше 300 м не обнаруживалась, тогда как на других станциях, близких к центру нереста, икра встречалась даже в верхнем 50-метровом слое. В соответствии с материалами, основанными на осредненных данных по восьми станциям, вертикальное распределение икры выглядело следующим образом: 400–300 м — 95,3%, 300–200 м — 2,6%, 200–0 м — 2,1%. Следовательно, в зимнее время подавляющая часть икры развивалась в мезопелагиали, в слое 200–400 м (97,9%), а в слое 0–200 м — в 47 раз меньше, всего 2,1% от учетного количества. Максимальные концентрации икры в этот период наблюдались в слое 300–400 м и достигали очень высоких значений — 160,9 шт/м³ (рис. 2), что свидетельствует о высокоинтенсивном нересте в зимний период 1984 г.

Интересной особенностью вертикального распределения икры оказалось то, что в местах ее максимальных уловов (в центре нереста) изменение температуры воды по вертикали характеризовалось исключительно низкими градиентами 0,01–0,02°С на 10 м (Булатов, 1987), что связано с интенсивным вертикальным перемешиванием, позволяющим икре в «ускоренном режиме» достигать приповерхностных горизонтов.

Позднее, в конце февраля 1986 г., западнее о. Богослова в юго-восточной части Алеутской котловины над изобатами 3182–3237 м с целью изучения особенностей вертикального распределения икры американские ученые выполнили две станции (Kendall, 2001). Обловы выполняли сетью Такера в горизонтах 500–400, 400–300, 300–200, 200–100, 100–0 м. Результаты показали, что в зимний период максимальные концентрации икры минтая отмечались в горизонте 337–353 м, что согласуется с нашими данными. В верхнем 200-метровом слое икра в уловах также встречалась единично.

Совершенно иной тип вертикального распределения икры минтая отмечен в зимний период на шельфе юго-восточной части

Берингова моря. Более 60% от общего количества икры распределялось в верхнем 25-метровом слое (Булатов, 1987). Несмотря на то что размножение протекало в течение одного сезона, характер вертикального распределения икры в зоне шельфа принципиально отличался от такового над Алеутской котловиной.

Таким образом, в зимний период в восточной части Берингова моря обнаружены два разных типа вертикального распределения икры: в зоне шельфа развитие основной массы происходило в верхних слоях воды (0–25 м), тогда как над значительными глубинами нерест и развитие икры протекали в мезопелагиали (300–400 м).

Весенне-летний период. Впервые детальные исследования по вертикальному распределению икры в зоне шельфа и над значительными глубинами были выполнены Серобабой (1974). В мае–июне 1972 г. максимальные концентрации икры в зоне шельфа отмечались в верхнем 25-метровом слое, тогда как над значительными глубинами юго-восточной части Алеутской котловины в уловах трала Айзекса–Кидда икра еще встречалась до горизонта 500 м.

Обловы, выполненные в конце апреля 1988 г. над глубинами 1759–2005 м в слое 202–0 м, показали, что горизонт встречаемости максимальных уловов икры отмечался на 44, 74, 117 м (Kendall, 2001). На одной из станций обловы выполняли до глубины 399 м. В этом случае максимальная встречаемость икры была зафиксирована на глубине 193 м. Следовательно если в период зимнего нереста основная масса икры развивалась в юго-восточной части Алеутской котловины в слое 300–400 м, то в весенний период значительное количество икры отмечалось в более высоких горизонтах — от 44 до 193 м.

Японские ученые (Nishiyama et al., 1986) также выполняли работы по изучению особенностей вертикального распределения икры в весенний период (май 1978 г.) на шельфе юго-восточной части Берингова моря, к северу от о. Унимак, где расположено весьма крупное нерестилище минтая.

Таблица 1. Вертикальное распределение и концентрация икры минтая в мае 1984 г. на Унимакском и Прибыловском нерестилищах

Облавливаемый слой, м	Унимакское нерестилище			Прибыловское нерестилище		
	Концентрация		Распределение, %	Концентрация		Распределение, %
	шт/лов	шт/м ³		шт/лов*	шт/м ³	
0–10	207	41,4	20,0	1200	240,0	25,5
10–25	284	37,8	27,4	700	93,3	14,8
25–50	329	26,3	31,7	1900	152,0	40,4
50–80	217	14,5	20,9	900	60,0	19,3
Всего	1037		100,0	4700	100,0	100,0

Примечание. *Определяли объемно-весовым способом.

Таблица 2. Концентрация икры минтая в различных слоях воды на Бристольском нерестилище 16–17 мая 1984 г. в разное время суток, шт/м³

Горизонт лова, м	Время суток, ч			В среднем
	06	14	22	
10–0	11,0	14,0	16,4	13,8
25–10	9,5	8,7	19,7	12,6
50–25	8,3	10,0	8,0	6,4
79–50	7,4	7,6	0	5,0

Результаты обловов в горизонтах 5, 10, 20, 30, 40 м позволили сделать вывод о том, что максимальные концентрации икры отмечались в приповерхностных водах — 5-метровом слое, достигая значений 29,7–34,8 шт/м³. По мере увеличения глубины концентрация икры монотонно убывала, достигая минимальных значений на горизонте 40 м.

Схожие результаты были получены Халдорсоном (Haldorson, 1998 — цит. по: Kendall, 2001). В конце апреля 1995 г. в юго-восточной части Берингова моря, к северу от о. Унимак, производили обловы в горизонтах 10, 20, 30, 40, 50 и 60 м, которые показали, что максимальные концентрации икры наблюдались в верхнем 10-метровом слое, и в пересчете на 1 м³, сделанном автором данной публикации, достигали 11 шт. Затем отмечалось монотонное снижение концентрации икры, и в 60-метровом слое наблюдались

минимальные значения, составлявшие в перерасчете на 1 м³ менее 1 шт.

В табл. 1 показаны результаты послынных обловов, выполненных автором в период массового нереста на двух самых значительных нерестилищах, расположенных в зоне Восточно-Беринговоморского шельфа: Унимакском и Прибыловском. Оказалось, что на Унимакском нерестилище в верхнем 25-метровом слое развивалось 47,4% от учтенного количества икры, а больше половины находилось глубже 25 м. Совершенно иная картина получилась, когда рассчитали плотность, т.е. количество икры в 1 м³. Оказалось, что наибольшие концентрации икры на Унимакском нерестилище наблюдались в верхнем 10-метровом слое — 41,4 шт/м³, тогда как на Прибыловском нерестилище обнаружены два слоя, в которых отмечались наибольшие концентрации — 0–10 м (240 шт/м³) и 25–50 м (152 шт/м³).

Столь необычное вертикальное распределение икры минтая на Прибыловском нерестилище может объясняться суточной ритмикой размножения. Как показали полойные обловы, выполненные в месте максимальных скоплений икры у о. Унимак, в ночное время (01–02 ч) икра концентрировалась преимущественно в придонных слоях воды, тогда как в утренние часы всплывала в вышележащие горизонты (Булатов, 1987).

В дальнейшем с целью изучения вертикального распределения икры минтая в различное время суток на нерестилище, расположенном в южной части зал. Бристоль, 16–17 мая 1984 г. (56°19' с.ш., 162°02' з.д., глубина места — 82 м) были выполнены полойные обловы. Чтобы исключить дрейф судна, работы выполняли на якорной станции.

Как видно из данных табл. 2, вертикальное распределение икры на Бристольском нерестилище достаточно динамично, особенно в придонных горизонтах. Так, если в утренние и дневные часы в придонном слое концентрация икры составляла 7,4–7,6 шт/м³, то в вечернее время (22 ч) в этом слое икра уже полностью отсутствовала. Следовательно, основываясь на полученных данных, можно с уверенностью предполагать, что икрометание минтая здесь происходило в темное время суток, после 22 ч. В утреннее время (06 ч) наибольшие концентрации икры — 11,0 шт/м³ — наблюдались в слое 0–10 м. По мере увеличения глубины концентрация икры монотонно убывала. В дневное время наблюдались два максимума концентрации икры — 14,0 и 10,0 шт/м³ в слоях 0–10 и 25–50 м соответственно. В вечернее время максимальные концентрации икры перемещались из слоя 25–50 м в более высокий — 10–25 м, что свидетельствует о вертикальном дрейфе икры.

Однако совершенно иная картина наблюдалась, когда в качестве показателя распределения икры по вертикали использовали более традиционный подход — расчет от учетного количества в процентах. Согласно этим данным, основное количество икры в утреннее время отмечалось в слое 50–79 м, затем в дневное время большая часть икры

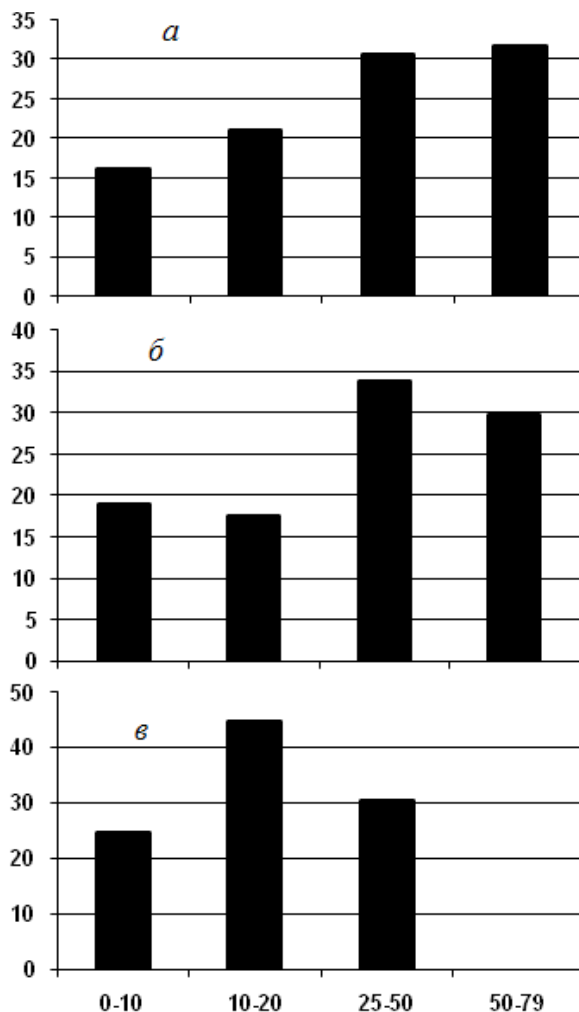


Рис. 3. Вертикальное распределение икры минтая (по оси ординат, %) на Бристольском нерестилище, в юго-восточной части Берингова моря, в мае 1984 г. в различное время суток, ч: а — 06, б — 14, в — 22.

всплывала в горизонты 25–50 м, а в вечернее время достигала слоя 10–20 м (рис. 3). Эти расхождения вызваны тем, что в каждом слое объем процеженной сетью воды неодинаков: 0–10 м — 5 м³, 10–25 — 7,5 м³, 25–50 м — 12,5 м³ и 50–79 м — 14,5 м³. Поэтому более точным представляется объемный показатель, свидетельствующий о концентрации икры в единице объема, например штук в 1 м³.

Исследования японских ученых (Nishiyama et al., 1986), выполнявших в апреле 1994 г. обловы в горизонтах 5, 10, 20, 30 и 40 м в юго-восточной части Берингова моря, показали, что вертикальное распреде-

ление икры на I стадии развития отличалось наибольшей вариабельностью. Максимальные концентрации икры на двух станциях отмечали в 10-метровом слое, а на остальных — в слое 20—40 м. По мере развития, согласно данным указанных выше авторов, икра опускалась в более глубокие горизонты.

Первые упоминания в литературе об особенностях вертикального распределения икры минтая у юго-восточного побережья Камчатки относятся к началу 1950-х гг. (Полутов, Трипольская, 1954). Исследования, выполненные в мае—июне 1952 г., показали, что в мае около половины учтенной икры (48,4%) развивалась в верхнем 10-метровом слое. Тогда как в июне относительная доля икры в слое 0—10 м снизилась в два раза, до 24,5%. Использование данных, полученных в результате выполнения послонных обловов, позволило рассчитать концентрацию икры в различных слоях воды. Оказалось, что в мае в слое 0—10 м она составляла 4244,4 шт/м³, а в июне произошло 9,5-кратное снижение плотности — 445,2 шт/м³. За счет снижения нерестовой активности в июне значительное уменьшение концентрации икры наблюдалось во всех слоях. Следует отметить, что в июне наиболее высокая концентрация икры отмечалась в слое 10—25 м (рис. 4). По мнению Полутова и Трипольской (1954), это связано с преобладанием в уловах икры III—IV стадий развития (Расс, 1949). Следовательно, и у юго-восточного побережья Камчатки также обнаружена закономерность, в соответствии с которой по мере развития икры происходит ее медленное погружение в более глубокие горизонты.

Дальнейшие исследования камчатских ученых (Буслов, Тепнин, 2002), выполненные в апреле—мае 2000 г., в период интенсивного нереста, позволили получить весьма интересные результаты, существенно расширившие представления о вертикальном распределении икры минтая в каньоне Авачинского залива. В результате выполненных послонных обловов икры авторы впервые обнаружили в этом районе массовый нерест в мезопелагиали: «... наиболее интенсивное

икрометание протекало 23 апреля в горизонте 400—500 м» (Буслов, Тепнин, 2002. С. 622). Именно в этих горизонтах было выловлено максимальное количество икры — 10716 шт/м², что составило 62,9% от всего количества учтенной икры на данной станции (рис. 5). Интересной особенностью являлось то, что в слое 200—500 м количество икры на I стадии развития составляло от 82,0 до 90,0%. Через 24 сут., в середине мая, количество икры в пробах на горизонте 400—500 м уменьшилось в 1786 (!) раз. Основная масса икры в это время развивалась уже в слое 200—300 м.

Восточная часть Охотского моря. Впервые данные об особенностях вертикального распределения икры минтая в этом районе были выполнены в 1951 г. (Горбунова, 1954).

Исследования показали, что в период массового икрометания (апрель—май) «наибольшее количество икры держится в слое 0—10 м, составляя 57—72%» (Горбунова, 1954. С. 184). В слое 10—25 м доля икры резко снижалась до 28%, в более глубоких горизонтах 25—50 и 50—100 м икра встречалась в еще меньшем количестве — 6—22 и 1—7% соответственно. На горизонте более 200 м отмечали только единичные экземпляры.

Наблюдения также показали, что наибольшее количество икры на ранних стадиях развития (I и II) отмечалось в поверхностном слое 0—10 м, составляя 25—36% от ее общего количества. По мере увеличения глубины с 10—25 до 25—50 м доля икры на ранней стадии развития снижалась с 19—29 до 8—37%.

Дальнейшие работы (Григорьев, 2003) подтвердили наблюдения Горбуновой. Оказалось, что у западного и юго-западного побережья полуострова Камчатка в начале апреля 1993 г. основная масса учтенной икры, имевшая I—III стадию развития, была отмечена в слое 0—25 м — 73,2%, тогда как в слое 25—200 м находилось менее 30% икры.

Зал. Вулканический (Funka Bay, тихоокеанское побережье о. Хоккайдо). Вертикальное распределение икры минтая у побережья Японии изучали Камба (Kamba,

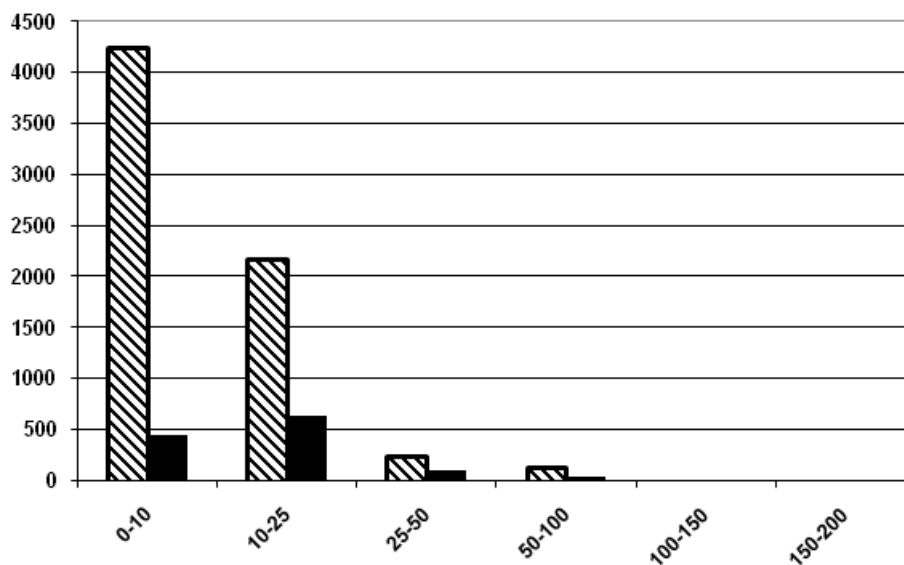


Рис. 4. Концентрация икры минтая (по оси ординат, шт/м³) у юго-восточного побережья Камчатки в мае (▨) и июне (■) 1952 г. (по: Полутов, Трипольская, 1954).

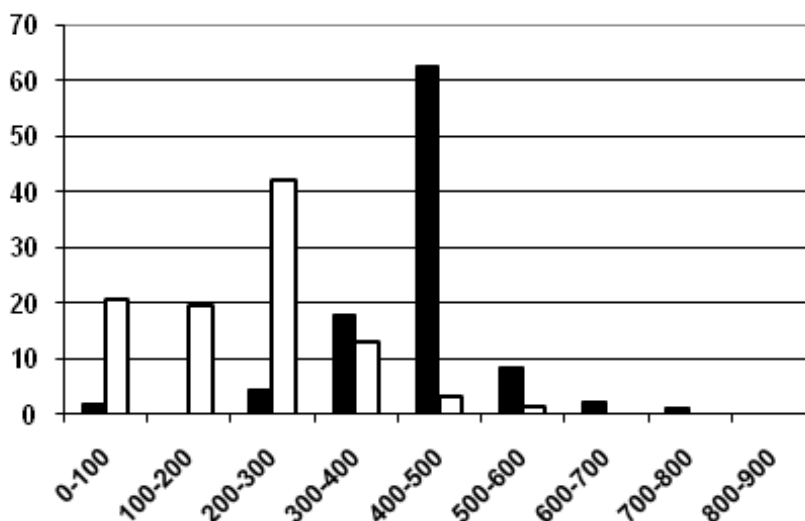


Рис. 5. Вертикальное распределение икры минтая (по оси ординат, %) у юго-восточного побережья Камчатки в апреле (■) и мае (□) 2000 г. (по: Буслов, Тепнин, 2002).

1977) и Накатани (Nakatani, 1988). Обловы в слое 0, 10, 20, 30 м показали, что наибольшее количество икры отмечалось в поверхностном слое, затем с глубиной уловы стремительно снижались. Горизонтальные обловы сетью МТД в горизонтах 10, 20, 30, 40, 60, 80 м, выполненные во внутренней и внешней частях залива, а также за его пределами, над глубинами 91–98 м, позволили установить, что основная масса икры как ранней, так и

поздней стадий развития встречалась в верхнем 20-метровом слое (Nakatani, 1988).

По данным, полученным Накатани (Nakatani, 1988), была построена гистограмма распределения икры минтая в шести слоях. Оказалось, что в верхнем 10-метровом слое было сосредоточено более 40% икры (рис. 6), а в сумме в 0–10- и 10–20-метровом слоях в общей сложности развивалось более 70% от учтенного количества икры.

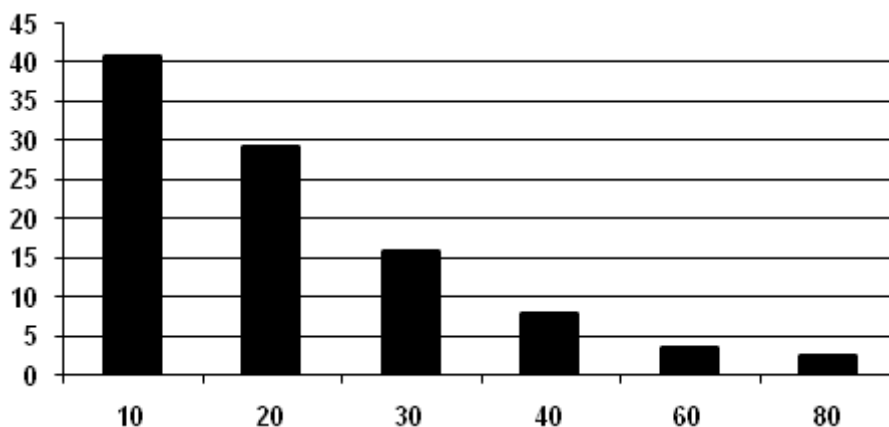


Рис. 6. Вертикальное распределение икры минтая (по оси ординат, %) в зал. Вулканическом, в тихоокеанских водах о. Хоккайдо, в марте 1982 г. (по: Nakatani, 1988).

Японское море. Сведения о вертикальном распределении икры минтая в Японском море практически отсутствуют. Исследования Горбуновой (1954), выполненные в 1949 г., позволили установить, что в Корейском (Вонсанском) заливе в период массового нереста — в декабре — наибольшая доля икры, как и в других районах, где размножение протекало в зоне шельфа, развивалась в верхнем слое 0–10 м. По мере увеличения глубины концентрация икры снижалась.

Таким образом, полученные данные показали, что особенности вертикального распределения икры минтая определяют разные экологические условия ее развития. В том случае, когда нерест протекает за пределами шельфа и связан с тихоокеанскими водными массами (зал. Аляска, Богословский район, каньон Авачинского залива), имеющими высокую соленость, более высокую температуру и больший удельный вес, основная масса икры развивается в мезопелагиали, глубже 200-метрового слоя (табл. 3). По мере развития икра медленно поднимается в более высокие слои воды.

В том случае, если размножение минтая протекает в зоне шельфа, где вода имеет меньшую соленость и более низкую температуру воды, вымет икры происходит в придонном слое, а развитие связано с поверхностными и приповерхностными слоями.

Всплытие икры осуществляется пассивно, за счет разницы в удельном весе воды и выметанной икры. В пробе, полученной автором в ядре шельфового нереста весной 1984 г., значительно преобладала икра I стадии развития — 96,0%. На стадии развития II находилось 4,0% икры. Средний вес одной икринки определили, разделив общий вес на количество взвешенных икринок — 4700 шт. Средний вес каждой икринки составил 1,646 мг, а средний размер (диаметр) — 1,475 мм. Размер радиуса равен 1/2 диаметра, или 0,7375 мм. По известной формуле определили объем икры (шара), который составил 1,679 мм³, тогда удельный вес составил: 1,646 мг : 1,679 мм³ = 0,980 мг/мм³.

В другой пробе количество икры составило 2592 шт., однако доля икры I стадии развития была меньше — 78%, II–IV стадии — 22%. Средний вес одной икринки составил 1,680 мг, размер — 1,480 мм. Тогда средний объем одной икринки составил 1,696 мм³, а средний удельный вес — 1,680 мг : 1,696 мм³ = 0,994 мг/мм³. Если учесть то обстоятельство, что в последней пробе доля икры на более поздних стадиях развития составляла 22,0%, то, видимо, увеличение удельного веса могло быть вызвано тем, что доля икры на стадии II и более поздних увеличилась. Следовательно, процесс оседания икры по мере развития в более глубокие горизонты связан с увеличением ее

Таблица 3. Вертикальное распределение икры минтая и экологические условия ее развития в зоне шельфа и свала — больших глубин

Зона	Район	Дата	Глубина места, м	Основной горизонт распределения, м	Температура воды в основном горизонте, °С	Соленость в основном горизонте, ‰	Источник
Шельф	Юго-восточная часть Берингова моря, нерестилища: — Бристольское — Прибыловское — Унимакское	24.04.1984	73	10–25	1,4	31,7	Булатов, 1987
		05.05.1984	95	0–25	1,5	32,0	То же
		30.04.1995	83	0–10	0,2	31,7	Kendall, 2001
Свал, большие глубины	Зал. Вулканический, тихоокеанские воды о. Хоккайдо Пролив Шелихова (зал. Аляска)	15–16.03.1982	91–98	10	2,0–2,5	32,8–33,0	Nakatani, 1988
		Начало апреля 1986	277	216–277	4,2	—	Kim, 1989
		Апрель–май 1986–1988	>250	150–250	4,7–5,4	32,2	Kendall et al., 1994
	Юго-восточная часть Алеутской котловины, Берингово море	Март 1984	>1500	300–400	3,6	34,0	Булатов, 1987
		24–26.02.1986	3182–3237	300–400	3,8	33,8	Kendall, 2001
		22–23.04.1988	1547–2005	44–193	3,7	33,7	То же
	Авачинский залив, юго-восточное побережье Камчатки	23.04.2000	> 900	400–500	2,9	33,9	Буслов, Тепнин, 2002
		17.05.2000	> 600	200–300	0,2	—	То же

Примечание: « — » — нет данных.

удельного веса. Ранее на увеличение удельного веса икры минтая по мере развития в проливе Шелихова (зал. Аляска) указывали Ола и Дэвис (Olla, Davis, 1993). Серобаба (1974) отмечал, что в поверхностных слоях воды диаметр икры минтая составлял в среднем 1,67 мм, уменьшаясь монотонно до 1,50 мм на горизонте 100 м.

Специальные исследования, выполненные в восточной части Берингова моря (Kendall, 2001) показали, что над Алеутской котловиной удельный вес икры в уловах составлял 1,0265, над свалом глубин — 1,0269, над шельфом — 1,0239¹. То есть по мере удаления от значительных глубин к шельфу наблюдалась тенденция уменьшения удельного веса. Удельный вес морской воды в средней части шельфа над глубинами 85–96 м при температуре 3,4°C и солености 32‰ составлял 1,0215–1,0268. Данные, полученные ранее, показали, что удельный вес морской воды в зоне шельфа восточной части Берингова моря составляет 1,025 г/см³ (Атлас ..., 1974). В районе Алеутской котловины и над свалом глубин также были получены очень близкие значения — 1,0215–1,0268 и 1,0217–1,0266 г/см³ соответственно.

Исследования, выполненные в заливах Вулканический и Аинума (Nakatani, 1988), показали, что удельный вес икры в этих районах тихоокеанского побережья Японии составлял 1,024 и 1,020, а удельный вес морской воды — 1,026–1,027 г/см³. Следовательно, икра по сравнению с морской водой имела положительную плавучесть.

Сравнение скорости всплытия икры минтая в разных районах показало, что она сильно отличается. Согласно данным автора, при условии равномерного всплытия икры в зоне шельфа в верхние слои воды средняя скорость, согласно расчетам, составляла около 2 мм/с (Булатов, 1987). Скорость всплытия икры минтая в заливах Вулканическом и Аинума (Nakatani, 1988) составляла 4,9 м/ч (1,4 мм/с) и 8,6 м/ч (2,4 мм/с), что очень близко нашим данным.

Исследования, выполненные в заливе Авачинский (Буслов, Тепнин, 2002), показали, что при всплытии икра минтая из мезопелагиали (400–500 м) достигала горизонтов 200–300 м за 24 сут., отсюда скорость ее всплытия составляет 0,1 мм/с, что в 20 раз медленнее, чем в зоне шельфа.

Возможным объяснением более быстрого всплытия икры на шельфе может являться большая разница в ее удельном весе и весе окружающей воды по сравнению с мезопелагиалью.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК

Исследования, связанные с изучением вертикального распределения личинок, выполняли в Беринговом, Охотском и Японском морях, а также в заливе Аляска (Горбунова, 1954; Полутов, Трипольская, 1954; Серобаба, 1974; Walline, 1982; Nishiyama et al., 1986; Булатов, 1987; Nakatani, 1988; Pritchett, Haldorson, 1989; Kendall et al., 1994; Григорьев, 2003; Smart et al., 2013).

Залив Оук, штат Аляска. Детальные исследования Притчета и Халдорсона (Pritchett, Haldorson, 1989; Haldorson et al., 1993) позволили установить особенности вертикального распределения личинок минтая в шельфовой зоне залива Оук, расположенном в 19 км севернее г. Джуно (штат Аляска, США). Сбор осуществляли сетью Такера, вооруженной замыкателем. Продолжительность каждого лова составляла 10 мин, объем профильтрованной воды — 154 м³. В каждом слое воды (5, 10, 15, 20 и 30 м) обловы выполняли трехкратно, затем полученные результаты усредняли. Кроме того, с целью выявления суточного ритма миграций личинок 22–23 мая 1987 г. была выполнена суточная станция, на которой обловы производили каждые 4 ч.

Используя данные фактических уловов Притчета и Халдорсона (Pritchett, Haldorson, 1989), автор рассчитал концентрации личинок в 1 м³. Результаты показа-

¹Единицы измерения в оригинале статьи не указаны.

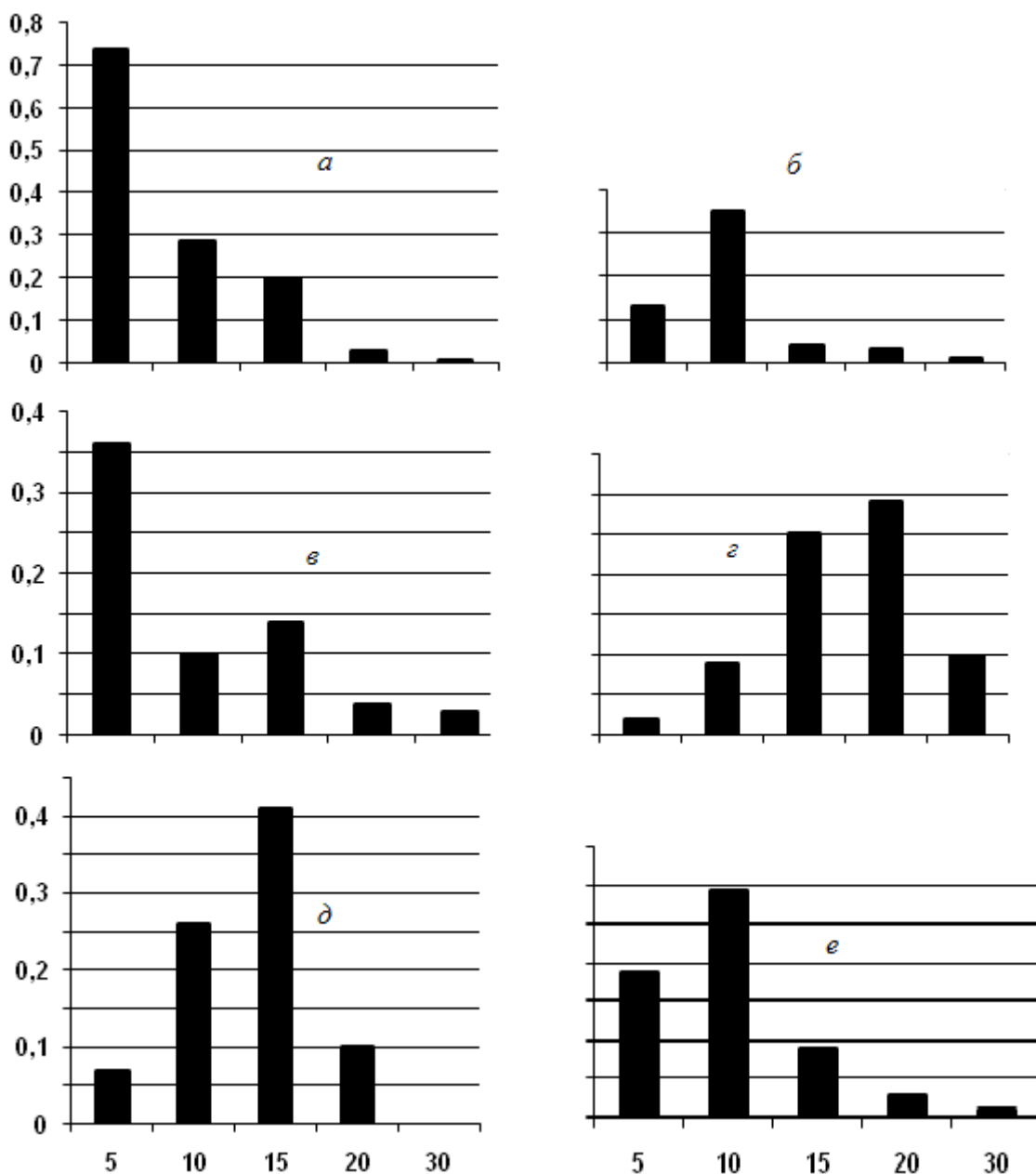


Рис. 7. Концентрация личинок минтая (по оси ординат, шт/м³) в заливе Оук, юго-восточное побережье Аляски, 22–23 мая 1987 г. в различное время суток, а – 08, б – 12, в – 16, г – 20, д – 24, е – 04 (по: Pritchett, Haldorson, 1989).

ли, что максимальные концентрации личинок минтая наблюдались в верхнем 5-метровом слое в утреннее (08 ч) время (рис. 7). В период максимальной освещенности – 12 ч – основная масса личинок на некоторое время заглублялась в 10-метровом горизонте, затем, по мере снижения освещенности, вновь поднималась в верхний 5-метровый слой. В вечернее и ночное время (20–24 ч) макси-

мальные концентрации личинок наблюдались уже в слое 15–20 м. Интересной особенностью оказалось то, что у дна в 24 ч личинки в уловах отсутствовали. В дальнейшем, в предутреннее время (04 ч), завершая суточный цикл, личинки вновь массово находились в приповерхностном 10-метровом слое.

Залив Аляска. Исследования, выполненные Кендаллом с коллегами (Kendall

et al., 1994) в проливе Шелихова с использованием обловов сетью MOCNESS в апреле—мае 1986—1988 гг., позволили установить, что личинки в массе появлялись во второй половине апреля в слое 153—212 м, при температуре воды 4,7—5,4°C. В течение 15 сут. по мере развития личинки мнтая медленно поднимались в более высокие слои и обитали в слое воды 50—75 м. По прошествии следующих 20 сут. личинки достигали верхнего 50-метрового слоя, встречаясь в уловах при более низкой температуре — 3,6°C. Только что вышедшие из икры личинки имели длину 3,8 мм, через 25—30 сут. их длина увеличивалась до 5—7 мм. Изучение суточного ритма вертикального распределения личинок позволило установить следующие особенности. В слое 0—150 м, в котором выполняли работы, максимальные концентрации отмечали в горизонте 15—38 м. Глубже слоя 60 м обитало значительно меньшее количество личинок — 1%. В середине дня при наиболее ярком освещении личинки обитали на глубине 33—38 м, в сумеречное время они перемещались в более высокие слои — 15—23 м.

Берингово море. Изучение особенностей вертикального распределения личинок мнтая в Унимакском районе и над значительными глубинами в юго-восточной части Берингова моря было начато Серо-бабой (1974). Послойные обловы, выполненные тралом Айзекса—Кидда, позволили обнаружить в июле 1972 г. личинок от поверхностного слоя до глубины 1000 м.

Согласно данным автора, в конце марта 1983 г., в зимний период, над глубинами более 3200 м в 170 км к югу от островов Прибыловых обловы сетью ИКС-80 в слоях 0—25, 0—50, 0—100, 0—200, 0—300, 0—400 м показали, что основные концентрации личинок наблюдались в слое 300—400 м и достигали 3,4 шт/м³, тогда как в верхнем 300-метровом слое их было на порядок меньше — 0,4 шт/м³. Следует отметить, что в слоях 25—50, 50—100 и 100—200 м личинки встречались единично. Таким образом, по мере увеличения глубины их концентрация увеличивалась. Температура, при

которой развивались личинки, была существенно выше, чем на шельфе, и составляла: на глубине 200—400 м — 3,6—3,8°C, в слое 25—100 м — 3,1—3,2°C.

В весенний период (конец апреля—начало мая) 1984 г. автор получил данные о вертикальном распределении личинок мнтая в юго-восточной части Берингова моря. На Унимакском нерестилище максимальные концентрации личинок в утренние часы отмечались в слое 0—10 м и достигали 22,0 шт/м³, монотонно убывая до 1,0 шт/м³ на горизонте 50—79 м. В дневное время вертикальное распределение личинок характеризовалось тем, что в верхнем 10-метровом слое, наоборот, наблюдалась минимальная концентрация личинок — 0,6 шт/м³, а максимальные концентрации сместились на горизонты 25—50 м (рис. 8). На Бристольском нерестилище наблюдения за вертикальным распределением личинок проводили в вечернее время. Оказалось, что у дна, в слое 50—73 м, личинки в уловах отсутствовали, а их максимальные концентрации — 4,4 шт/м³ — отмечены в слое 25—50 м (рис. 8).

В конце мая—начале июня 1979 г. японские ученые изучали вертикальное распределение личинок мнтая в юго-восточной части Берингова моря (Nishiyama et al., 1986). Горизонтальные обловы выполняли сетью Мотода в слоях 0, 5, 10, 20, 30, 40, 50 м. Продолжительность лова составляла 10—15 мин, скорость — 2,0—2,5 узла (1,0—1,3 м/с). В устье сети был установлен счетчик объема процеженной воды, что позволило определить концентрацию личинок в единице объема. Детальные исследования позволили установить, что максимальные концентрации предличинок отмечались в слое 20 м (116,6 шт/1000 м³), мелких личинок — в слое 10 м (994,5 шт/1000 м³), средних личинок — в слое 10 м (43,7 шт/1000 м³), крупных личинок — в слое 20 м (13,3 шт/1000 м³). Результаты, полученные в период массового выклева и объединенные по 19 станциям, на которых выполнялись обловы по слоям, показали, что основная масса личинок обитала в слоях от 10 до 20 м.

В летний период (июль) 1972 г. в северо-восточной части Берингова моря (Матвеевском районе) выполненные послойные обловы тралом Айзекса—Кидда показали, что личинки, так же как и в юго-восточной части моря, встречались в уловах от поверхностного слоя до глубины 1000 м. Особенностью вертикального распределения в этом районе над значительными глубинами являлось наличие двух максимумов — в слое 25–50 м и горизонте 200 м. В зоне шельфа личинки отмечались в поверхностных слоях воды и на горизонте 50–100 м (Серобаба, 1974). В поверхностных слоях воды личинки имели размеры 6–7 мм, в более глубоких горизонтах — 8–12 мм.

В летний период (июнь—июль) 1979 г. вертикальное распределение личинок минтая в зоне шельфа юго-восточной части Берингова моря изучали американские ученые (Walline, 1982). Послойные обловы, выполненные в разное время суток, позволили установить, что в вечернее, ночное и утреннее время максимальные концентрации личинок отмечали в слое 10–20 м, причем в период минимальной освещенности — с 24 до 06 ч утра, личинки в слое 40–50, 50–60 и более 60 м отсутствовали. В наиболее светлое время суток, с 12 до 18 ч, личинки отсутствовали в поверхностном 10-метровом слое и в средних слоях 30–40 и 40–50 м. Автор, используя данные Воллина (Walline, 1982), пересчитал полученные значения на 1 м³ (рис. 9). Существенно меньшие показатели концентрации личинок в единице объема, собранные Воллином в 1979 г., по сравнению с данными автора могут объясняться низкой численностью нерестового запаса минтая в конце 1970-х гг. Известно, что в середине 1980-х гг. биомасса минтая в Беринговом море значительно увеличилась по сравнению с 1970-ми (Шунтов и др., 1993), что и повлияло на численность (концентрацию) личинок.

Юго-восточное побережье Камчатки. Исследования, направленные на изучение особенностей вертикального распределения личинок минтая в этом районе выполняли в

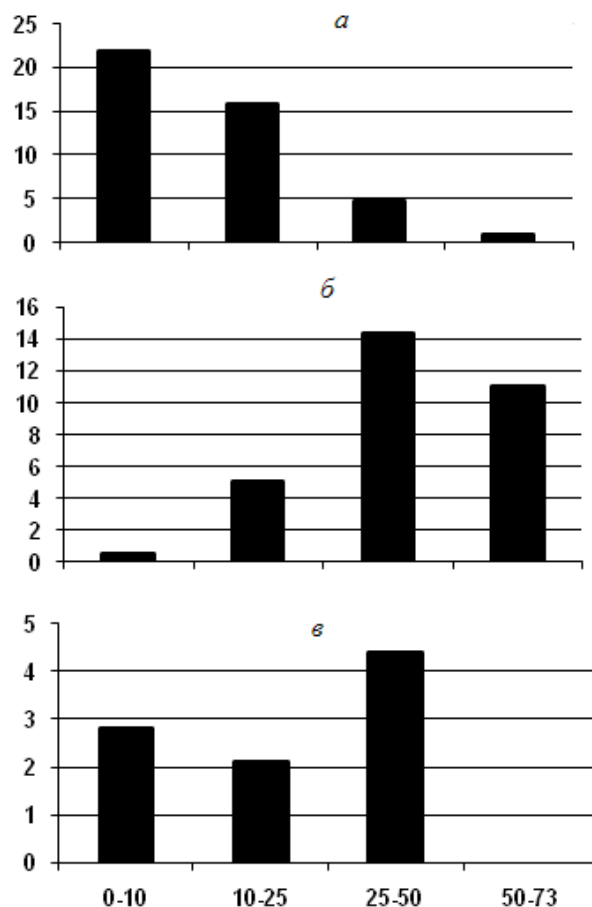


Рис. 8. Концентрация личинок минтая (по оси ординат, шт/м³) на Унимакском (а, б) и Бристольском (в) нерестилищах в юго-восточной части Берингова моря в конце апреля—начале мая 1984 г. в разное время суток, ч: а — 10, б — 14, в — 20.

мае—июне 1952 г. Согласно данным Полутова и Трипольской (1954), в мае значительная часть личинок встречалась в слое 0–10 м — 56,8%, в слое 10–25 м обитала существенно меньшая доля личинок — 15,8%. В нижележащих слоях воды — 25–50, 50–100 и 100–200 м — обитало соответственно 8,9, 7,9 и 10,6% от количества пойманных экземпляров. В июне в приповерхностном 10-метровом слое доля личинок сократилась до 35,0%, а в слое 10–25 и 25–50 м существенно возросла по сравнению с маем и достигла соответственно 22,9 и 33,7%.

Доля личинок, обитающих в глубоких слоях воды — более 100 м, снизилась в июне в 35 раз и составила 0,3%.

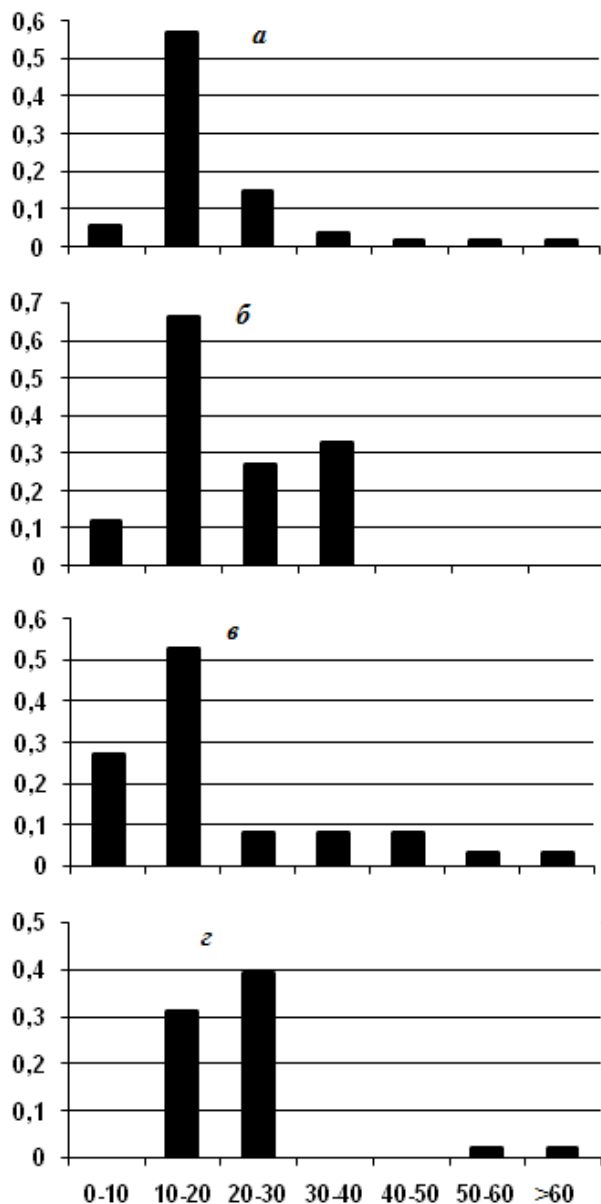


Рис. 9. Концентрация личинок минтая (по оси ординат, шт/м³) на шельфе юго-восточной части Берингова моря в июне—июле 1979 г. в различное время суток, ч: а — 18—24, б — 24—06, в — 06—12, г — 12—18 (по: Walline, 1982).

Для более объективной оценки вертикального распределения личинок автор, используя данные Полутова и Трипольской (1954), рассчитал концентрацию личинок в 1 м³. Оказалось, что в верхнем 10-метровом слое их плотность составляла 71,4 шт/м³, что в 3,2 раза больше, чем отмечалось в период высокого уровня запасов весной 1984 г. на самом мощном Уникамском нерестилище

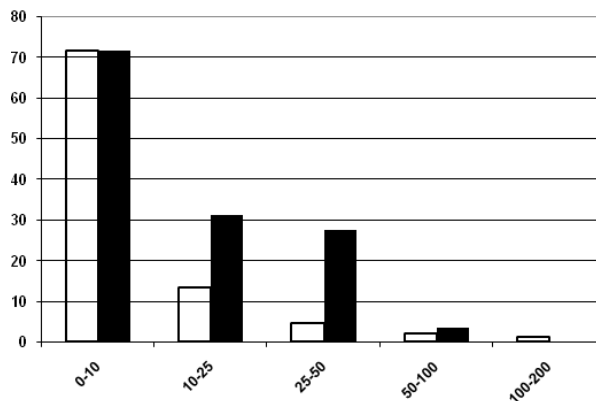


Рис. 10. Концентрация личинок минтая (по оси ординат, шт/м³) у юго-восточного побережья Камчатки в мае (□) и июне (■) 1952 г. (по: Полутов, Трипольская, 1954).

минтая, расположенном в юго-восточной части Берингова моря. Полученные данные косвенно свидетельствуют об исключительно высоком уровне запасов минтая у юго-восточного побережья Камчатки в 1952 г. В слое 10—25 и 25—50 м концентрация личинок была существенно меньше — 13,3 и 4,5 шт/м³ (рис. 10). В среднем майские личинки имели размеры 5,0 мм.

В июне максимальные концентрации личинок вновь отмечались в верхнем 10-метровом слое, причем их значения оказались на том же уровне — 71,4 шт/м³. Однако в июне отмечалось оседание личинок в более глубокие горизонты, так, в слое 10—25 и 25—50 м концентрация личинок возросла по сравнению с маем в 2,3 и 6,1 раза соответственно, составив 31,1 и 27,4 шт/м³.

Курильские острова. Информация по вертикальному распределению личинок минтая в этом районе крайне скудна. Известно, что в апреле—июне 1950—1951 гг. Горбунова (1954) выполняла работы в охотоморской части побережья северных Курильских островов и у южных Курильских островов. По данным этого автора, в первом районе наибольшая часть личинок обитала в слое 10—25 м, а во втором — в слое 10—25 м и 25—50 м. Личинки имели размеры 4—9 мм.

Восточная часть Охотского моря. В это же время Горбунова (1954) обнаружи-

ла, что личинки, имеющие длину 4–9 мм, обитали преимущественно в слое 10–25 м. В июле 1952 г. Полутов и Трипольская (1954) провели послойные обловы в горизонтах 0–10 м, 10–25 м, 25–50 м и установили, что личинки в верхнем 10-метровом слое отсутствовали. Располагая данными этих авторов, удалось рассчитать концентрацию личинок в слое 10–25 м (0,4 шт/м³) и в слое 25–50 м (1,7 шт/м³). В августе личинки единично встречались во всех исследованных горизонтах. В июле–августе личинки имели размеры от 6 до 24,5 мм, в среднем – 13 мм.

Залив Вулканический (тихоокеанское побережье о. Хоккайдо). Особенности вертикального распределения личинок минтая изучены достаточно хорошо. В классической работе Накатани (Nakatani, 1988) приведены сведения о концентрации личинок в различных слоях воды. В ранне-весенний период (15–16 марта 1982 г.) горизонтальные обловы выполнялись сетью МТД на горизонтах 10, 20, 30, 40, 60 и 80 м. Результаты показали, что наибольшая концентрация личинок наблюдалась в слое 20 м.

В поздневесенний период (27 апреля 1982 г.) материалы по вертикальному распределению личинок были получены с использованием сети МТД (диаметр 0,56 м) и личиночной сети (диаметр 1,3 м). Результаты показали, что наибольшая концентрация личинок наблюдалась в слое 10–20 м. Размеры личинок варьировали от 6 до 24 мм.

В летний период (8 июня 1982 г.) Накатани и Мэда (Nakatani, Maeda, 1987) выполнили работы, связанные с изучением концентрации личинок в различных слоях воды в дневное и вечернее время суток. Результаты показали, что в светлое время суток основные концентрации личинок отмечались в слое 25–30 м, тогда как в сумеречное время – в более высоких слоях воды, 10–15 м (рис. 11).

Залив Мутсу (тихоокеанское побережье о. Хонсю, префектура Аомори). Японские ученые (Takatsu et al., 1992) для исследования особенностей вертикального распределения личинок 24–26 апреля

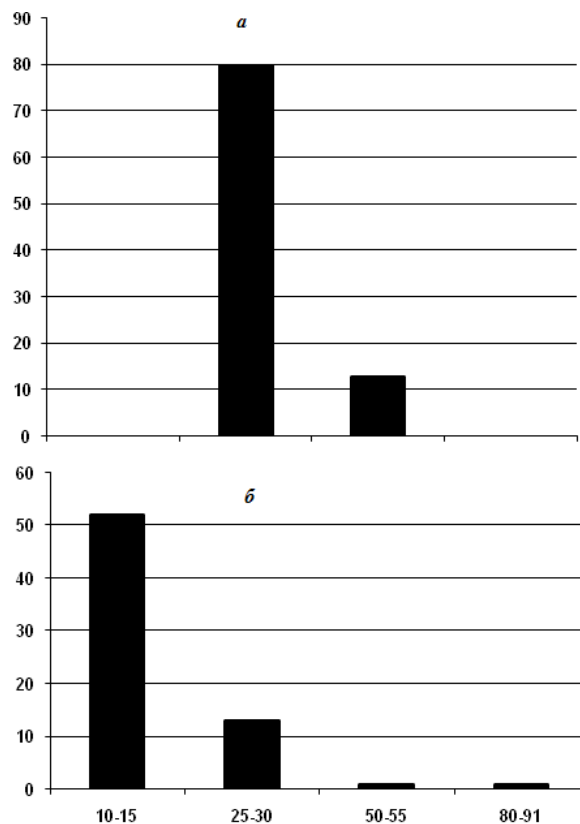


Рис. 11. Концентрация личинок минтая (по оси ординат, шт/1000 м³) в зал. Вулканический в дневное (а) и вечернее (б) время 8 июня 1982 г. (по: Nakatani, Maeda, 1987).

1990 г. использовали горизонтальные обловы сетью МТД на горизонтах 15, 30 и 45 м. Скорость лова составляла 3,0 узла (1,5 м/с), продолжительность – 10 мин. Результаты показали, что максимальные уловы личинок в темное время суток отмечались на горизонте 15 м, а в светлое – в слое 45 м. Личинки имели крупные размеры, которые в среднем варьировали от 28 до 34 мм.

ВЫВОДЫ

Вертикальное распределение икры и личинок минтая в границах шельфа и за его пределами существенно различается. На шельфе развитие икры протекает в приповерхностных слоях, тогда как за пределами шельфа – в мезопелагиали, от 200 до 500 м и более. На ранних этапах развития личинки в пределах шельфа обитают в

слоях 10–50 м. По мере развития личинки минтая в зоне шельфа опускаются в более глубокие горизонты. Личинки в мезопелагиали достигают верхнего 50-метрового слоя только в зал. Аляска, тогда как над Алеутской котловиной и, вероятно, в заливе Авачинский они развиваются ниже слоя фотосинтеза.

Скорость вертикального дрейфа икры после вымета существенно выше в зоне шельфа, составляя в среднем 2 мм/с, тогда как в мезопелагиали она на порядок ниже. Видимо, более высокая скорость всплытия выметанной икры объясняется большей разностью удельного веса икры и воды в зоне шельфа.

Особенности вертикального распределения личинок минтая позволили установить выраженную суточную ритмику, заключающуюся в том, что личинки избегают и сильного освещения, и отсутствия света. В темное время суток личинки мигрируют в приповерхностные горизонты, а в светлое время суток заглубляются в более низкие слои воды.

Различные экологические условия, при которых происходит нерест и развитие икры и личинок, позволили минтаю широко использовать экологические ниши, расположенные в эпипелагиали, пелагиали и мезопелагиали, что дает возможность при благоприятных условиях обеспечить быстрый численный рост.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Атлас океанов. Тихий океан. М.: Глав. упр. навигации и океанографии МО, 1974. 302 с.

Булатов О.А. Сравнительный анализ результатов поверхностных и вертикальных ловов сетью ИКС-80 // Биология моря. 1982. Вып. 6. С. 46–49.

Булатов О.А. Икра и личинки минтая в восточной части Берингова моря // Популяционная структура, динамика численности и экология минтая. Владивосток: ТИНРО, 1987. С. 100–114.

Буслов А.В., Тепнин О.Б. Условия нереста и эмбриогенеза минтая *Theragra chalcogramma* (Gadidae) в глубоководных каньонах тихоокеанского побережья Камчатки // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42. №5. С. 617–625.

Горбунова Н.Н. Размножение и развитие минтая // Тр. ИО АН СССР. 1954. Т. 11. С. 132–195.

Григорьев С.С. Вертикальное распределение икринок минтая в прикамчатских водах // Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. 2003. Вып. IV. С. 287–292.

Кагановская С.М. Материалы к познанию минтая // Изв. ТИНРО. 1950. Т. 32. С. 103–120.

Полутов И.А., Трипольская В.Н. Пелагическая икра и личинки морских рыб у берегов Камчатки // Там же. 1954. Т. 41. С. 295–307.

Расс Т.С. Ступени онтогенеза костистых рыб (Teleostei) // Бюл. МОИП. 1949. С. 121–137.

Серобаба И.И. О размножении минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) в восточной части Берингова моря // Изв. ТИНРО. 1971. Т. 75. С. 47–55.

Серобаба И.И. Экология нереста берингоморского минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) // Вопр. ихтиологии. 1974. Т. 14. Вып. 4. С. 635–644.

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

Haldorsen L., Pritchett M., Steritt D., Watts J. Abundance patterns of marine fish larvae during spring in a southeastern Alaskan bay // Fish. Bull. 1993. № 91. P. 36–44.

Kamba M. Feeding habits and vertical distribution of walleye pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), in early life stage in Uchiura Bay, Hokkaido // Res. Inst. N. Pac. Fish. Hokkaido Univ. 1977. Spec.V. P. 175–197.

Kendall A.W., Jr. 2001. Specific gravity and vertical distribution of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) eggs // NOAA AFSC. 2001. Proc. Rep. № 2001–01. 88 p.

- Kendall A.W., Jr., Incze L., Ortner P.B. et al. The vertical distribution of eggs and larvae of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in Shelikof Strait, Gulf of Alaska // Fish. Bull. US. 1994. P. 540–554.
- Kim S. Early life history of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in the Gulf of Alaska // Proc. Intern. Symp. Biol. Manag. Fairbanks, Alaska, 1989. P. 117–140.
- Nakatani T. Studies on the early life history of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in Funka Bay and vicinity // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1988. №35. P. 1–46.
- Nakatani T., Maeda T. Distribution and movement of walleye pollock larvae *Theragra chalcogramma* in Funka Bay and the adjacent waters, Hokkaido // Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 1987. V. 53. P. 1583–1591.
- Nishiyama T., Hirano K., Haryu T. The early life history of walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas) in the southeastern Bering Sea // INPFC Bull. 1986. №45. P. 177–227.
- Olla B.L., Davis M.W. The influence of light on egg buoyancy and hatching rate of the walleye pollock, *Theragra chalcogramma* // J. Fish. Biol. 1993. № 42. P. 693–698.
- Pritchett M., Haldorsen L. Depth distribution and vertical migration of larval walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) // Proc. Intern. Symp. Biol. Manag. Fairbanks, Alaska, 1989. P. 173–184.
- Smart T.I., Siddon E.C., Duffy-Anderson J.T. Vertical distributions of the early life stages of a common gadid in the eastern Bering Sea (*Theragra chalcogramma*, walleye pollock) // Deep-Sea Res. 2013. V. 94. Part II. P. 201–210.
- Takatsu T., Takahashi T., Nakatani T. et al. Distribution and Movement of Walleye Pollock in Early Life Stages in Mutsu Bay, Aomori // Nippon Suisan Gakkaishi. 1992. V. 58. №12. P. 2235–2244.
- Walline P.D. The early life history of walleye Pollock (*Theragra chalcogramma*) in the eastern Bering Sea: a summary and reference list // NWAFC Proc. Rep. 1982. 22 p.

THE VERTICAL DISTRIBUTION OF EGGS AND LARVAE OF WALLEYE POLLOCK

© 2017 y. O.A. Bulatov

Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Moscow, 107140

Studies have shown that the vertical distribution of eggs and larvae of walleye pollock within the boundaries of the shelf and beyond varies considerably. If the offshore development of eggs takes place in the surface layers, the outside of the shelf, mesopelagic, at depths of 200–500 m and more. The larvae of walleye pollock in the early stages of development in the shelf zone are found in layers of 10–50 m, and with the development of sink deeper horizons. The speed of the vertical drift of eggs after spawning significantly more in the shelf zone, with an average of 2 mm/s, whereas mesopelagic it is much lower. Larvae pollock are expressed daily rhythm, which consists in the fact that they are avoiding the maximum and minimum luminance. Various environmental conditions under which the spawning and development of eggs and larvae allow walleye pollock occupy ecological niches located in the epipelagic, mesopelagic and pelagic zone and to ensure the rapid growth of abundance.

Keywords: vertical distribution of eggs, larvae, pollock, epipelagic, pelagic, mezopelagial, environmental conditions, development, layers, horizons.