Промысловые виды и их биология

О некоторых вопросах воспроизводства минтая в тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатке и северным Курильским островам в 2013–2022 гг.

А.И. Варкентин, Д.Я. Саушкина

Камчатский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («КамчатНИРО»), ул. Набережная, 18, г. Петропавловск-Камчатский, 683000
E-mail: varkentin.a.i@kamniro.ru

Цель: охарактеризовать некоторые вопросы воспроизводства восточнокамчатского минтая в последние 10 лет.

Методы: комплексные (ихтиопланктонные, гидрологические) съёмки в тихоокеанских водах, прилегающих к полуострову Камчатка и северным Курильским островам, обловы в эпицентре нереста минтая – «Северном» каньоне, расположенном в Авачинском заливе, послонные обловы в каньонах и на шельфе.

Новизна: дополнены имеющиеся на сегодняшний день сведения об основных районах икрметания восточнокамчатского минтая, представлены новые данные о состоянии нерестового запаса, вертикальном распределении икры на разных стадиях развития.

Результаты: в рассматриваемый период основное икрметание минтая в Авачинском и Кроноцком заливах протекало над глубоководными каньонами, а на шельфе у Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских островов – на всей обследованной акватории, в некоторые годы – южнее о. Парамушир. По результатам ихтиопланктонных исследований, модельных расчётов, пик нерестового запаса восточнокамчатского минтая пришёлся на 2010 г., после чего он плавно снижался. В настоящее время ресурсы находятся на среднем уровне. Горизонты основного икрметания минтая в глубоководных каньонах изменяются в межгодовом аспекте. По мере развития икры, в результате внутренних процессов, происходящих в каньонах (внутренние волны), она то поднимается, то опускается в нижележащие слои воды.

Практическая значимость: результаты работы могут быть использованы для усовершенствования метода оценки текущего и перспективного состояния запасов, обоснования ОДУ восточнокамчатского минтая.

Ключевые слова: районы нереста, учтённая икра, продукция, нерестовый запас, вертикальное распределение икры.

Some issues of walleye pollock reproduction in the pacific waters adjacent to the Kamchatka peninsula and the northern Kuril Islands in 2013–2022.

Aleksandr I. Varkentin, Darya Y. Saushkina

Kamchatka branch of «VNIRO» («KamchatNIRO»), 18, Nabereznaya, Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia

Purpose: To characterize some issues of East Kamchatka pollock reproduction in the last 10 years.

Methods: complex (ichthyoplankton and hydrological) surveys in the Pacific waters adjacent to the Kamchatka Peninsula and the northern Kuril Islands, surveys in the spawning center – the “North” canyon, located in Avacha Bay, layer-by-layer surveys in the canyons and on the shelf.

Novelty: the currently available data on the main spawning areas of the Eastern Kamchatka pollock were supplemented, new data on the state of the spawning stock, vertical distribution of eggs at different stages of development were presented.

Results: During the period under consideration, the main pollock spawning in Avacha and Kronotsky bays occurred above deep-water canyons, and on the shelf near southeastern Kamchatka and northern Kuril Islands – in the whole surveyed water area, in some years – to the south of the island Paramushir. According to the results of ichthyoplankton surveys, model calculations, the spawning stock of the Eastern Kamchatka pollock peaked in 2010, and then it gradually decreased. Currently, resources are at an average level. Horizons of the main pollock spawning in deep-water canyons change in an inter-annual aspect. In addition, as egg development, as a result of internal processes occurring in the canyons (internal waves), it, then rises, then falls in the underlying layers of water.

Practical significance: The results of the work can be used to improve the method of assessment of the current and prospective state of stocks, justification of the TAC of the Eastern Kamchatka pollock.

Keywords: spawning areas, accounted eggs, production, spawning stock, vertical distribution of eggs.

ВВЕДЕНИЕ

Одной из относительно крупных популяций минтая *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814 в пределах ареала вида является восточнокамчатская. Основные районы икрометания располагаются в глубоководных каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов, а также на расширенном участке шельфа у юго-восточного побережья Камчатки и северных Курильских островов. Пик массового нереста для всей популяции приходится на третью декаду апреля [Золотов, Антонов, 1986; Буслов, 2004], хотя в отдельных районах сроки его несколько различаются. После икрометания производители распределяются вдоль всего шельфа и свала глубин. Значительный поток нагульных миграций прослеживается в южном направлении в сторону северных Курильских островов. Осенью рыбы, составляющие основу нерестового запаса, смещаются на верхнюю часть материкового склона и постепенно начинают мигрировать к местам воспроизводства, где концентрируются к февралю–марту [Золотов, Антонов, 1986; Буслов, 2001]. Скопления ранней молодежи приурочены, как правило, к районам размножения и обильны в южных частях заливов и на мелководье юго-восточного побережья. Значимого размножения в Камчатском заливе, а также южнее Четвёртого Курильского пролива нет [Буслов, Тепнин, 2007; Буслов, 2008]. В годы высокого уровня запасов восточнокамчатский минтай в апреле нерестится у Юго-Западной Камчатки (до 53-й параллели) и в охотоморских водах, омывающих северные Курильские острова [Buslov, Varkentin, 2008; Буслов, 2009].

К настоящему времени особенности размножения минтая этой популяции изучены довольно основательно, что во многом объясняется наличием в Камчатском филиале ФГБНУ «ВНИРО» («КамчатНИРО») научно-исследовательских судов и близостью расположения основных районов нереста минтая к г. Петропавловск-Камчатский, что позволяет ежегодно, в течение практически всего периода воспроизводства (марте–мае) проводить здесь комплексные (ихтиопланктонные, гидрологические) съёмки. В результате многолетних исследований, которые выполняются с 1974 г., подробно изучены особенности воспроизводства минтая [Золотов, Антонов, 1986; Антонов, 1991], в т. ч. на отдельных участках ареала размножения – в глубоководных каньонах Авачинского залива [Буслов и др., 2004], в тихоокеанских водах северных Курильских островов и Юго-Восточной Камчатки [Буслов, 2001; Буслов, Тепнин, 2007], в Кроноцком заливе [Сергеева, 2019]. Проведены специальные исследования по влиянию на нерест восточнокамчатского минтая динамики вод [Балыкин, Тепнин, 1998],

изучены особенности эмбриогенеза [Буслов, Сергеева, 2009], разработаны методики определения даты начала нереста [Сергеева и др., 2012], оценки убыли и продукции икры в каньонах Авачинского залива [Ильин, Сергеева, 2014; Ильин, Саушкина, 2022].

Результаты ежегодных ихтиопланктонных съёмок по учёту выметанной икры восточнокамчатского минтая находят своё практическое применение при оценке ресурсов рыб этой популяции. С 2007 г. для этих целей используется модельный подход – когортная модель «Синтез» [Ильин и др., 2014], в которой в качестве индексов для настройки применяются оценки биомассы производителей, общее количество выметанной икры на полигонах Авачинского залива и у Юго-Восточной Камчатки, продукция икры в эпицентре нереста, расположенном в «Северном» каньоне Авачинского залива.

Следует отметить, что, несмотря на обилие публикаций, посвящённых воспроизводству восточнокамчатского минтая, последние сведения об интенсивности нереста, особенностях распределения икры рыб этой популяции на всём ареале размножения ограничиваются 2006 г. [Буслов, 2008], межгодовой динамике нерестового запаса, индексах, используемых в модельных расчётах – 2019 г. [Варкентин и др., 2021]. Настоящая публикация призвана восполнить создавшийся информационный пробел, при этом для исследования выбран последний 10-летний период, включая 2022 г., как наиболее важный с практической точки зрения.

Таким образом, цель работы – охарактеризовать некоторые вопросы воспроизводства восточнокамчатского минтая в последние 10 лет. Поставлены следующие задачи: описать районы размножения; представить сведения об общем количестве выметанной икры минтая на стандартных полигонах, состоянии нерестового запаса; описать особенности вертикального распределения икры минтая.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКИ

В основу статьи положены результаты комплексных (ихтиопланктонных, гидрологических) исследований, выполненных на полигонах в Кроноцком и Авачинском заливах, у Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских островов, а также в глубоководном «Северном» каньоне, расположенном в Авачинском заливе, в зимне-весенний период 2013–2022 гг. на научно-исследовательских судах «КамчатНИРО» и «БИФ-ВНИРО» (табл. 1).

За рассматриваемый период все полигоны полностью удалось обследовать только дважды – в 2016 и 2021 гг. (см. табл. 1). Практически ежегодно исследо-

Таблица 1. Информация о проведённых комплексных (ихтиопланктонных, гидрологических) исследованиях в тихоокеанских водах, прилегающих к полуострову Камчатка и северным Курильским островам

Table 1. Information on complex (ichthyoplankton, hydrological) surveys conducted in Pacific waters adjacent to the Kamchatka Peninsula and the northern Kuril Islands

Год	Судно	Полигон				
		«Северный» каньон	Кроноцкий залив	Авачинский залив	Юго-Восток	Северные Курилы
2013	МРТК-316, МРТК «Инженер Мартынов»	21.02; 06, 31.03; 5, 15, 22.04; 4.05 7/7*	5–7.05 24/24	22, 25–27.04 31/31	27.04, 7–8.05 33/28	–
2014	МРТК-316, МРТК «Инженер Мартынов»	12, 18, 21, 25.03; 5, 10, 22, 30.04 8/6	–	15–18.04 65/63	–	–
2015	СТР «Казакевичи», СТР «Огни»	24, 30.01; 7, 9, 12, 16, 19, 22, 25.02, 21.04 10/0	–	–	–	–
	НИС «Дмитрий Песков»	–	–	–	27–29.04 37/0	26–27.04 35/0
2016	МРТК-316	23.04; 3, 7.05 3/1	4–7.05 29/0	24–25.04 31/30	27–28.04 31/30	–
	НИС «Дмитрий Песков»	–	–	–	–	3–10.05 66/0
2017	МРТК «Инженер Мартынов»	14, 22, 24, 28.03; 1.04; 3.05 6/6	1–3.05 23/16	18–20, 26–27, 30.04; 1.05 34/34	25–26.04 32/29	–
2018	МРТК «Инженер Мартынов»	16, 22, 25.03; 3, 7.04 5/4	24–25.04; 1–2.05 28/28	10–12.04 34/33	18–20.04 31/29	–
2019	МРТК «Инженер Мартынов»	9, 11, 12.04 3/3	28–30.04 26/20	14–16.04 38/38	21–22.04 33/32	–
2020	МРТК «Инженер Мартынов»	7, 20.03; 10, 13, 15, 29.04; 11.05 9/7	29.04–1.05 29/29	20–21.04 32/32	–	–
	НИС «Дмитрий Песков»	–	–	–	–	26–30.04 41/39
2021	МРТК «Инженер Мартынов»	24.04 1/0	6–7.05 29/29	23–25.04; 30.04–1.05 29/8	–	–
	НИС «Дмитрий Песков»	–	–	–	25–27.04 35/0	23–25.04 36/0
2022	МРТК «Инженер Мартынов»	23, 25.03; 5, 10.04 4/4	25–27.04 26/26	15–17, 19– 20.04 36/36	3–5.05 31/26	–

Примечание: * Над чертой – сроки работ, под чертой количество ихтиопланктонных / гидрологических станций.

вания проводились на полигонах в Кроноцком и Авачинском заливах, у Юго-Восточной Камчатки; у Северных Курил съёмки на судах «БИФ-ВНИРО» выполнены 4 раза.

Исследования проводили в 2 этапа. На первом этапе, начиная с марта, в некоторые годы – с января–февраля (2013, 2015 гг.), и до середины апреля, а в отдельные годы – до начала мая – выполняли тоталь-

ные обловы ихтиопланктона в реперной точке, расположенной в «Северном» каньоне Авачинского залива, по возможности, с периодичностью 3–5 сут. (рис. 1А). Основные задачи этого этапа – определить сроки начала массового нереста минтая и, при необходимости, скорректировать сроки начала учётной съёмки на всей акватории района исследований; рассчитать продукцию икры для получения индекса состояния

Рис. 1. Стандартная схема станций комплексной (ихтиопланктонной, гидрологической) съёмки в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов и расположение реперной точки (выделена красным цветом) в «Северном» каньоне Авачинского залива (А), схема расположения станций послойных (красные круги) обловов в глубоководных каньонах Кроноцкого (1–2), Авачинского (3 – «Северный» каньон; 4 – «Центральный» каньон; 5 – «Южный» каньон) заливов, на шельфе у Юго-Восточной Камчатки (6–8) (Б)

Fig. 1. Standard scheme of stations of complex (ichthyoplankton, hydrological) survey in the Pacific waters of Kamchatka and northern Kuril Islands and location of reference point (highlighted in red) in “North” canyon of Avacha Bay (A), scheme of stations location of layer-by-layer (red circles) surveys in deep canyons of Kronotsky (1–2), Avacha (3 – “North” canyon; 4 – “Central” canyon; 5 – “Southern” canyon) bays, on the shelf near southeast Kamchatka (6–8) (B)

нерестового запаса. Всего в рассматриваемый период ежегодно выполняли от 1 до 5 обловов.

Работы проводили в одних и тех же координатах (52°54,7 с. ш., 159°01,0 в. д.) над глубиной 550 м. Тотальный облов выполняли от дна до поверхности. Исследования сопровождалось измерениями температуры и солёности воды посредством зондирующего гидрологического комплекса ASTD102 RINKO-Profiler (JFE Advantech Co., Ltd., Япония).

На втором этапе – ориентировочно с середины апреля по начало мая – выполняли учётную съёмку на всей акватории исследований над глубинами от 15 до 1750 м: сначала – на полигоне в Авачинском заливе, затем у юго-восточной оконечности Камчатки и северных Курильских островов до южной оконечности о. Парамушир, потом в Кроноцком заливе. Задачи этого этапа – оценить общее количество выметанной икры на всем нерестовом ареале восточнокамчатского минтая и определить нерестовый запас. С 2004 г. исследования проводятся по стандартной сетке станций (см. рис. 1 А). Ихтиопланктон облавливали в слое 600–0 м, а на меньших изобатах – от дна до поверхности. При выполнении обловов к сети прикрепляли гидрологический зонд для фиксации изменений температуры и солёности воды с глубиной.

В некоторые годы с целью выяснения особенностей вертикального распределения икры и личинок минтая в глубоководных каньонах Авачинского и Кро-

ноцкого заливов, на шельфе у юго-восточной оконечности полуострова выполняли послойные обловы (рис. 1Б, табл. 2). При этом в каньонах поочередно облавливали слои воды: 0–25, 25–50, 50–100, 100–200, 200–300, 300–400, 400–550 м, на шельфе – 0–25, 25–50, 50–100, 100-дно. Исследования сопровождалось измерением температуры и солёности воды посредством гидрологического зонда.

Для исследований использовали лебёдку с намотанным на барабан тросом диаметром 6,2 мм, общей длиной около 700 м. Длину вытравленного троса контролировали посредством блок-счётчика, через который трос выводили на грузовую стрелу. При помощи стрелы осуществляли спуск-подъём оборудования.

На каждой контрольной точке судно ложилось в дрейф рабочим бортом на ветер. Длину вытравленного троса определяли в зависимости от глубины места по эхолоту и угла наклона троса, который определяли визуально.

Обловы ихтиопланктона проводили стандартной сетью ИКС-80 (при выполнении послойных обловов использовали замыкатель), которую поднимали со скоростью 0,5–0,6 м/с. После подъёма снаряжения на палубу, нижнюю часть сети в развёрнутом поднятом виде обмывали водой и от неё отделяли накопительный стакан. Ихтиопланктон фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида для последующей транспор-

Таблица 2. Сведения о выполненных послыонных обловах ихтиопланктона в тихоокеанских водах, прилегающих к полуострову Камчатка

Table 2. Information on layer-by-layer ichthyoplankton surveys in Pacific waters adjacent to the Kamchatka Peninsula

Год	Район	Сроки	Количество обловов
2013	«Северный» каньон	15.04	8
	«Центральный» каньон	15.04	8
	«Южный» каньон	15.04	7
	Шельф ЮВК*	08.05	3
2014	«Северный» каньон	12, 21.03; 05, 11, 22, 30.04	42
2015	–	–	–
2016	«Северный» каньон	23.04	7
	Шельф ЮВК	28.04	8
2017	«Северный» каньон	22, 24, 28.03; 1, 4–5.04	58
	«Центральный» каньон	4–5.04	27
2018	–	–	–
2019	«Северный» каньон	12.04	8
	Кроноцкий каньон	11.04	8
2020	«Северный» каньон	7.03; 10, 13, 15.04; 11–12.05	34
	Кроноцкий каньон	30.04	5

* – Юго-Восточная Камчатка

тировки проб и камеральной обработки в лабораторных условиях в «КамчатНИРО».

Камеральная обработка ихтиопланктонных проб заключалась в определении видового состава, подсчёте количества икринок, личинок, определении стадий развития эмбрионов по 4-бальной шкале Т.С. Рассы [1933], адаптированной для минтая Н.Н. Горбуновой [1951]. Для этого улов помещали в чашку Петри, из общей массы планктона отделяли ихтиопланктон. Для определения стадий развития эмбрионов 100 икринок либо всю пробу, если в ней менее 100 икринок, просматривали под бинокляром. Среди икринок выделяли погибших, к которым относили и неоплодотворенные (без видимых признаков дробления) эмбрионы с нарушениями развития.

Для расчёта нерестового запаса минтая уловы икры по станциям сначала пересчитывали на 1 м². Уловистость сети принимали равной 1. Далее, с помощью программы ГИС «КартМастер 4.1» рассчитывали общее количество учтённой икры на каждой стадии развития для каждого обследованного полигона (см. рис. 1А). Данные интерполировали методом «2D-Сплайн аппроксимации».

Изменение суточной продукции начальной стадии развития в «Северном» каньоне аппроксимировали уравнением в частных производных [Ильин, Сергеева, 2014; Ильин, Саушкина, 2022].

Нерестовый запас по результатам ихтиопланктонных съёмок оценивали по методике Т.Ф. Качиной и Н.П. Сергеевой [1978]. Для модельных расчётов использовали когортную модель «Синтез» [Ильин и др., 2014].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Районы икрометания

Ранее специалистами было выделено два типа нереста восточнокамчатского минтая – глубоководный и шельфовый [Буслов, Тепнин, 2002; Буслов и др., 2004; Сергеева, 2019]. Первый наблюдается в вершинах глубоководных каньонов Авачинского залива над глубинами 400–500 м, что, по мнению А.В. Буслова [2008], является адаптацией к комплексу квазистационарных гидрологических условий, формирующихся в этих районах, благодаря чему икринки не выносятся из впадин. Здесь же концентрируются и личинки минтая, а также планктон, что обеспечивает личинок кормом при переходе их на экзогенное питание. Минтай также нерестится и на шельфе, но масштабы его по сравнению с глубоководным икрометанием невелики.

Второй тип икрометания, в основном, характерен для юго-восточной оконечности Камчатки и северных Курильских островов [Буслов, Тепнин, 2007]. Нерест здесь происходит в районе действия мезомасштабных круговоротов вод циклонического и антицикло-

нического направления, в зонах постоянного затока тёплых промежуточных вод на глубинах до 100 м (средняя глубина – 80 м). Наиболее интенсивный нерест происходит на акватории между б. Вестник и о. Шумшу.

В целом, это подтверждается и новыми данными, полученными в 2013–2022 гг. На рис. 2 представлены схемы распределения икры на I стадии развития, по которым можно определить районы нереста. Видно, что в Кроноцком заливе в 2016, 2018–2019, 2022 гг. основное икрометание протекало над глубоководными каньонами. В 2013, 2020 и 2021 гг. заметные концентрации икры наблюдались на шельфе к северу от п-ова Шипунский. Количество икры в пробах было незначительным и не превышало 3,6 тыс. шт./м², а в среднем – 457 шт./м² (табл. 3). Отметим, что ранее, в отдельные годы плотность икринок в Кроноцком заливе достигала 25–30 тыс. шт./м² [Сергеева, 2019].

В Авачинском заливе минтай нерестился преимущественно над глубоководными желобами (см. рис. 2). Количество икры на начальной стадии развития в пробах на этом полигоне было многократно выше, чем в Кроноцком заливе (см. табл. 3). Максимальное значение отмечено в 2017 г., а минимальное – в 2021 г. Очевидно, что в последнем случае икра была недоучтена, поскольку в смежные годы её количество было в разы больше.

У юго-восточной оконечности полуострова Камчатка наибольшие концентрации икры отмечены в 2013, 2015 и 2019 гг. (см. табл. 3). На полигоне у Северных Курил количество икры в пробах, в целом, было сопоставимо с таковым у Юго-Восточной Камчатки.

В 2015–2016, 2021 гг. икрометание минтая протекало практически у всей Юго-Восточной Камчатки, а также у северных Курильских островов вплоть до южной оконечности о. Парамушир, а в 2021 г. – и южнее, напротив Четвёртого Курильского пролива (см. рис. 2). В 2018 г. концентрации икры обнаружены только до средней части о. Парамушир. В 2015 г. условный центр распределения икры минтая начальной стадии располагался севернее и над большими глубинами, чем в 2016 и 2021 гг. (рис. 3).

Ранее А.В. Буслов и О.Б. Тепнин [2007] межгодовую динамику нереста минтая в указанном районе связывали с численностью производителей: при низкой величине нерестового запаса интенсивность воспроизводства на шельфе минимальна, а икрометание происходит в его северной части, с увеличением родительского стада район воспроизводства расширяется к югу, интенсивность нереста возрастает. В эти годы и в начальный период снижения численности основ-

Рис. 2. Распределение икры минтая на I стадии развития в тихоокеанских водах Камчатки и северных Курильских островов в 2013–2022 гг.

Fig. 2. Distribution of walleye pollock eggs in the I stage in the Pacific waters of Kamchatka and the northern Kuril Islands in 2013–2022

Таблица 3. Количество икры минтая на I стадии развития в пробах (шт./м²) по результатам ихтиопланктонных съёмки на полигонах в тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатскому полуострову и северным Курильским островам

Table 3. Quantity of walleye pollock eggs at the I stage in samples (pcs/m²) according to the results of ichthyoplankton surveys at the polygons in the Pacific waters adjacent to the Kamchatka Peninsula and the northern Kuril Islands

Годы/Полигоны	Кроноцкий залив	Авачинский залив	Юго-Восток	Северные Курилы
2013	0–544/92*	2–116046/6089	2–7846/970	–
2014	–	0–161644/2938	–	–
2015	–	–	0–8432/1067	0–3822/496
2016	0–124/34	2–5634/631	0–4194/920	0–3116/222
2017	0–64/5	0–199152/5874	0–2218/259	–
2018	0–386/48	0–104440/3481	0–3008/671	–
2019	0–1146/222	0–34774/1465	0–7226/1268	–
2020	0–46/10	0–105738/3432	–	0–1412/196
2021	0–220/27	0–2828/296	0–2186/271	0–2382/346
2022	0–3600/457	0–113968/3449	0–810/135	–

Примечание: * мин. – макс./среднее.

Рис. 3. Межгодовая динамика положения условного центра распределения икры минтая на I стадии развития на шельфе в тихоокеанских водах, прилегающих к полуострову Камчатка и северным Курильским островам

Fig. 3. Interannual dynamics of the position of the conditional center of distribution of walleye pollock eggs at the I stage on the shelf in the Pacific waters adjacent to the Kamchatka Peninsula and the northern Kuril Islands

ное размножение происходит в южной части района воспроизводства – между полуостровом Камчатка и Северными Курилами. При среднем уровне запаса нерестилище вновь сокращается в северном направлении.

Рассматриваемый нами интервал лет пришёл на период снижения нерестового запаса восточнокамчатского минтая, о чем свидетельствуют как результаты ихтиопланктонных исследований, так и модельные расчёты (рис. 4). За последние 20 лет нерестовый запас по результатам ихтиопланктонных съёмок

удалось оценить только 2006–2011, 2016 и 2021 гг., когда были обследованы все районы воспроизводства восточнокамчатского минтая. Наибольшие значения, зафиксированы в 2008–2010 гг. с пиком в 2008 г. (около 1,2 млн т), после чего этот показатель снижился и в 2016 г. составил 670 тыс. т, а в 2021 г. – 740 тыс. т.

В табл. 4 представлены сведения об общем количестве учтённой икры минтая по стандартным полигонам. Видно, что на отдельных полигонах этот показатель значительно варьировал по годам. Так, в Кроноцком заливе количество икры после минимума

Рис. 4. Межгодовая динамика нерестового запаса (SSB) восточнокамчатского минтая по модельным (1) расчётам и процентили бутстреп-распределения её оценок, ихтиопланктонным съёмкам (2)

Fig. 4. Interannual dynamics of spawning stock (SSB) of Eastern Kamchatka pollock according to model (1) calculations and percentiles of bootstrap distribution of its estimates, ichthyoplankton surveys (2)

Таблица 4. Межгодовая динамика количества учтённой икры минтая всех стадий развития (без смертности) (трлн икр.) на стандартных полигонах в тихоокеанских водах, прилегающих к полуострову Камчатка и северным Курильским островам

Table 4. Inter-annual dynamics of the number of accounted walleye pollock eggs of all developmental stages (without mortality) (trillion eggs) in standard polygons in Pacific waters adjacent to the Kamchatka Peninsula and the Northern Kuril Islands

Годы/ Полигоны	Кроноцкий залив	Авачинский залив	Юго-Восток	Северные Курилы	Всего	Авачинский залив + Юго-Восток
2013	3,756	66,488	8,991	–	–	75,479
2014	–	11,319	–	–	–	–
2015	–	–	53,466	18,689	–	–
2016	0,639	6,525	9,939	10,095	10,095	–
2017	0,473	46,964	2,115	–	–	49,079
2018	1,231	40,085	17,217	–	–	57,302
2019	4,772	8,418	23,547	–	–	–
2020	2,211	53,408	–	11,924	–	–
2021	7,059	4,789	14,431	22,288	22,288	–
2022	11,817	43,840	4,812	–	–	48,652

в 2017 г. к 2022 г. увеличилось многократно и достигло наибольшего для рассматриваемого периода значения. В Авачинском заливе в 2019, 2021 гг., а, возможно, и в 2016 г. икра была недоучтена. В целом, на этом полигоне интенсивность икрометания была примерно на одном уровне. Общее количество учтённой икры в среднем составляло 46,1 трлн икр. У юго-востока Камчатки максимальное количество икры зафиксировано в 2015 г., а минимальное – в 2022 г. В последнем случае икра, вероятно, была недоучтена, т. к. годом ранее её количество было более чем в 3 раза больше. На полигоне у северных Курильских островов наибольшее количество икры зарегистрировано в 2021 г.

Как указывалось выше, общее количество учтённой икры минтая на полигонах Авачинского залива

и у Юго-Восточной Камчатки используется в качестве одного из индексов для настройки модели. По сравнению с 2013 г., в 2017–2018 гг. этот показатель снизился примерно в 1,3 раза и в 2022 г. остался примерно на том же уровне.

Основное икрометание минтая в Авачинском заливе происходит в районе глубоководных каньонов [Буслов, Тепнин, 2002; Буслов и др., 2004], среди которых наибольшее значение имеет, так называемый, «Северный» каньон [Ильин, Сергеева, 2014; Ильин, Саушкина, 2022]. В рассматриваемый интервал лет, максимальная продукция икры в этом каньоне зарегистрирована в 2016 г. (рис. 5). Затем, в 2017 г., она резко снизилась, а в 2018, 2020 гг. – была примерно на одном уровне.

Рис. 5. Межгодовая динамика продукции икры минтая в «Северном» каньоне, расположенном в Авачинском заливе

Fig. 5. Interannual dynamics of walleye pollock egg production in the “North” canyon located in Avacha Bay

По модельным оценкам, пик биомассы производителей пришёлся на 2010 г. (1377 тыс. т), после чего она плавно снижалась и в 2021 г. составляла 895 тыс. т, что соответствует среднему уровню (см. рис. 4).

Возвращаясь к выявленным выше различиям в дислокации основных районов воспроизводства восточнокамчатского минтая на шельфе юго-восточной оконечности полуострова Камчатка и Северных Курил, можно предположить, что, помимо величины родительского стада, на местоположение центра воспроизводства оказывают влияние и другие факторы, и в частности, теплосодержание вод. В «тёплые» (2015 г.) годы основной нерест, очевидно, протекает севернее, чем в «холодные» (2016 г.) и «нормальные» (2021 г.) [Кровнин и др., 2022] (см. рис. 3).

Вертикальное распределение икры

Ранее, исходя из анализа вертикального распределения икры, было установлено, что в глубоководных каньонах Авачинского залива из горизонта основного нереста (400–600 м) икринки по мере развития поднимаются в вышележащие слои [Буслов, Тепнин, 2002]. Выклев предличинок происходит на глубине 180–160 м, после чего они продолжают подниматься в подповерхностные горизонты.

По осреднённым за ряд лет результатам послонных обловов, выполненных в «Северном» каньоне в близкие сроки, основное количество икры минтая на I стадии развития в 2013 г. учтено в слое 200–300 м, в 2014 и 2020 гг. – 300–400 м, а в 2019 г. – 400–550 м (рис. 6). Во все рассмотренные годы основные скопления икры более поздних стадий развития обнаружены либо в том же горизонте, что и икра начальной стадии (2020 г.), либо глубже (2013–2014, 2019 гг.).

Рис. 6. Межгодовая динамика вертикального распределения икры минтая в «Северном» каньоне Авачинского залива

Fig. 6. Interannual dynamics of vertical distribution of walleye pollock eggs in the “North” canyon of Avacha Bay

Исходя из вышеизложенного, очевидно, во-первых, что в некоторые годы основное икротечение может протекать и в более высоких горизонтах воды (в слое 200–300 м), чем указывали ранее в своей работе А.В. Буслов и О.Б. Тепнин [2002]. Во-вторых, вертикальное распределение икры минтая в «Северном» каньоне, очевидно, подвержено как внутригодовой, так и межгодовой динамике. В межгодовом плане это может быть связано с вертикальным движением вод теплого промежуточного слоя в районе глубоководных каньонов, как было показано при исследовании изменения энтальпии [Кровнин и др., 2022]. Короткопериодные изменения могут быть обусловлены колебанием термоклина или внутренними волнами [Сабинин, Серебрянный, 2007], вызванными движением фронтов в атмосфере и океане, сгонно-нагонными явлениями, нестационарными течениями и внутренними приливами, возникающими при обтекании неровностей дна приливными течениями у материкового склона. Так, по результатам суточных наблюдений с зондированием 600-метрового слоя вод с интервалом в 3 часа, выполненных в 2006 г. в «Северном» каньоне, установлено, что область термоклина совершала значительные вертикальные перемещения, амплитуда в течение 6 часов составляла более 100 м (рис. 7). Аналогичные результаты были получены в работе Н.В. Шлык [2010], по данным наблюдений

с системы буев АРГО в северо-западной части Тихого океана.

Выполненные в разные годы и в разные сроки обловы в двух глубоководных каньонах Кроноцкого залива (см. рис. 1 Б, табл. 2), в целом, показали довольно близкие результаты (рис. 8). В каньоне, расположенном в северной части залива, основное количество икры всех стадий развивалось в верхнем 50-метровом слое, а в каньоне, расположенном в центральной части залива: на I стадии – в слое 0–50 м, а на II–III – в слое 400–550 м. Для выяснения причин последнего требуется проведение дополнительных специальных исследований.

По результатам двух послонных обловов, выполненных в разные годы и разные сроки у Юго-Восточной Камчатки (см. рис. 1 Б, табл. 2), основное количество икры всех стадий развивалось в верхнем 50-метровом слое (рис. 9), что подтверждает известные литературные данные [Полутов, Трипольская, 1954].

Весьма интересными представляются результаты послонных обловов, выполненных в 2014 и 2020 гг. в «Северном» каньоне в течение практически всего периода воспроизводства. На рис. 10 видно, что по мере развития нереста основные концентрации икры поздних стадий развития (III–IV) отмечены в тех же горизонтах (как правило – 400–500 м), что и эмбрионов на I–II стадиях. При этом если 5 апреля 2014 г.

Рис. 7. Суточное изменение температуры при зондировании в «Северном» каньоне Авачинского залива

Fig. 7. Daily temperature change during sounding in the “North” Canyon of Avacha Bay

Рис. 8. Вертикальное распределение икры минтая в глубоководных каньонах, расположенных в северной (А) и центральной (Б) частях Кроноцкого залива

Fig. 8. Vertical distribution of walleye pollock eggs in deep-water canyons located in the northern (A) and central (B) parts of Kronotsky Bay

икра на I–II стадиях концентрировалась, в основном, в самом глубоководном горизонте, то 11 апреля наибольшее учтённое количество эмбрионов на I стадии зарегистрировано в горизонте 300–400 м, а на II стадии – 400–500 м. Близкая картина наблюдалась и 21 апреля, при этом отмеченная в пробах икра на III стадии также учтена, в основном, в горизонте 300–400 м. 30 апреля основные скопления эмбрионов всех стадий вновь отмечены в горизонте 400–500 м. Как указывалось выше, это может быть связано с колебанием термоклина или внутренними волнами [Сабинин, Серебрянный, 2007].

В отличие от 2014 г., в 2020 г. основные скопления икры наблюдали в горизонте 300–400 м, при этом поздняя икра учтена в тех же горизонтах, что и ранняя.

Таким образом, можно предположить, что горизонты основного икрометания минтая в глубоководных каньонах изменяются в межгодовом аспекте, что, скорее всего, обусловлено изменением вертикального положения и площади теплого промежуточного слоя. Кроме того, по мере развития икры,

Рис. 9. Вертикальное распределение икры минтая на шельфе Юго-Восточной Камчатки: в точке 6 (см. рис. 1Б) – 8 мая 2013 г. (А); в точке 7 – 28 апреля 2016 г. (Б)

Fig. 9. Vertical distribution of walleye pollock eggs on the southeastern Kamchatka shelf: at point 6 (see Fig. 1B) – May 8, 2013 (A); at point 7 – April 28, 2016 (B)

в результате внутренних процессов, происходящих в каньонах (внутренние волны), она, то поднимается в верхние слои воды, то опускается в нижние.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В 2013–2022 гг. основное икрометание минтая в Авачинском и Кроноцком заливах протекало над глубоководными каньонами, а на шельфе у Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских островов – на всей обследованной акватории, в некоторые годы – и южнее о. Парамушир. В 2016 и 2021 гг., которые относятся к «холодному» и «нормальному» типу лет, соответственно, основной нерест протекал южнее (на траверзе м. Лопатка), а в 2015 г., который являлся «тёплым» – севернее (напротив б. Вестник).

Общее количество учтённой икры минтая на полигонах Авачинского залива и у Юго-Восточной Камчатки в 2017–2018 гг. по сравнению с 2013 г. снизилось с 75,5 до примерно 53,2 трлн икр. В 2022 г. этот показатель остался на том же уровне (48,7 трлн икр.).

Максимальная продукция икры в «Северном» каньоне, расположенном в Авачинском заливе, за-

Рис. 10. Сезонная динамика вертикального распределения икры минтая в «Северном» каньоне Авачинского залива в 2014 г. (слева) и 2020 г. (справа)

Fig. 10. Seasonal dynamics of the vertical distribution of walleye pollock eggs in the "Northern" Canyon of Avacha Bay in 2014 (left) and 2020 (right)

регистрирована в 2016 г. Затем, в 2017 г., она резко снизилась, а в 2018, 2020 гг. была примерно на одном уровне, равном около 750 тыс. икр./м².

По ихтиопланктонным съёмкам, после пика биомассы производителей в 2008 г. (около 1,2 млн т), этот показатель снижался и в 2016 г. составлял 670 тыс. т, а в 2021 г. – 740 тыс. т. По модельным оценкам, максимум нерестового запаса пришёл на 2010 г. (1377 тыс. т), после чего он плавно снижался и в 2021 г. составлял 895 тыс. т, что соответствует среднему уровню.

По осреднённым за ряд лет результатам послонных обловов, выполненных в «Северном» каньоне Авачинского залива в близкие сроки, основное количество икры минтая на I стадии развития в 2013 г. учтено в слое 200–300 м, в 2014 и 2020 гг. – 300–400 м, а в 2019 г. – 400–550 м. Во все рассмотренные годы основные скопления икры более поздних стадий развития обнаружены либо в том же горизонте, что и икра начальной стадии (2020 г.), либо глубже (2013–2014, 2019 гг.). В каньоне, расположенном в северной части Кроноцкого залива, основное количество икры всех стадий развивалось в верхнем 50-метровом слое, а в каньоне, расположенном в центральной его части – на I стадии в слое 0–50 м, а на II–III – в слое 400–550 м. По результатам послонных обловов, выполненных в разные годы и разные сроки у Юго-Восточной Камчатки, основное количество икры всех стадий развивалось в верхнем 50-метровом слое.

Горизонты основного икрометания минтая в глубоководных каньонах изменяются в межгодовом аспекте. Кроме того, по мере развития икры, в результате внутренних процессов, происходящих в каньонах (внутренние волны), она то поднимается, то опускается в нижележащие слои воды.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена в рамках Госзадания Камчатского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («КамчатНИРО»).

ЛИТЕРАТУРА

Антонов Н.П. 1991. Биология и динамика численности восточнокамчатского минтая: Автореф. ... канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН. 23 с.

Балыкин П.А., Тепнин О.Б. 1998. Динамика вод и нерест минтая *Theragra chalcogramma* у восточной Камчатки // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа. № 4. С. 7–14.

Буслов А.В. 2001. Новые данные о распределении и миграциях минтая в тихоокеанских водах северных Курильских островов и юго-восточной Камчатки // Известия ТИНРО. Т. 128. С. 229–241.

Буслов А.В. 2008. Минтай восточного побережья Камчатки: современное состояние запасов и рекомендации по рациональной эксплуатации // Известия ТИНРО. Т. 152. С. 3–17.

Буслов А.В. 2009. О нересте минтая (*Theragra chalcogramma*) у юго-западного побережья Камчатки // Известия ТИНРО. Т. 158. С. 128–141.

Буслов А.В., Сергеева Н.П. 2009. Некоторые результаты эксперимента по инкубированию икры восточнокамчатского минтая (*Theragra chalcogramma*) // Известия ТИНРО. Т. 156. С. 82–94.

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

Буслов А.В., Тепнин О.Б. 2007. Характеристика нереста минтая у северных Курильских островов и юго-восточной оконечности Камчатки // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 9. С. 235–245.

Буслов А.В., Тепнин О.Б., Дубинина А.Ю. 2004. Особенности экологии нереста и эмбриогенеза восточнокамчатского минтая // Известия ТИНРО. Т. 138. С. 282–298.

Варкентин А.И., Сергеева Н.П., Ильин О.И., Овсянников Е.Е. 2021. Промысел, размерно-возрастной состав, состояние запасов и перспективы вылова минтая (*Gadus chalcogrammus*, Pallas, 1814) на акватории, прилегающей к Камчатскому полуострову и северным Курильским островам // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 60. С. 5–42.

Горбунова Н.Н. 1951. Икра минтая и её развитие // Известия ТИНРО. Т. 34. С. 89–97.

Золотов О.Г., Антонов Н.П. 1986. О популяционной структуре восточнокамчатского минтая // Тресковые дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. С. 43–50.

Ильин О.И., Саушкина Д.Я. 2022. К оценке продукции икры минтая (*Gadus chalcogrammus*) в каньонах Авачинского залива // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 64. С. 80–84.

Ильин О.И., Сергеева Н.П. 2014. Оценка убыли и продукции икры минтая (*Theragra chalcogramma*) в каньонах Авачинского залива // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. № 34. С. 81–86.

Ильин О.И., Сергеева Н.П., Варкентин А.И. 2014. Оценка запасов и прогнозирование ОДУ восточнокамчатского минтая (*Theragra chalcogramma*) на основе предосторожного подхода // Труды ВНИРО. Т. 151. С. 62–74.

- Качина Т.Ф., Сергеева Н.П. 1978. Методика расчёта нерестового запаса восточноохоцкого минтая // Рыбное хозяйство. № 12. С. 13–14.
- Кровнин А.С., Зуенко Ю.И., Фигуркин А.Л., Хен Г.В., Кивва К.К., Новиков Ю.В., Тепнин О.Б. 2022. Изменчивость океанологических условий в пределах ареала минтая // Труды ВНИРО. Т. 189. С. 16–44.
- Полутов И.А., Трипольская В.Н. 1954. Пелагическая икра и личинки морских рыб у берегов Камчатки // Известия ТИНРО. Т. 41. С. 295–308.
- Расс Т.С. 1933. Инструкция по сбору и технике количественной обработки икры и мальков морских рыб. М: Изд-во ГОИН. 24 с.
- Сабинин К.Д., Серебряный А.Н. 2007. «Горячие точки» в поле внутренних волн в океане // Акустический журнал. Т. 53. № 3. С. 410–436.
- Сергеева Н.П. 2019. Интенсивность нереста минтая в Кроноцком заливе (Восточная Камчатка) // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Мат. XX Межд. науч. конф., посвященной 150-летию со дня рождения академика РАН В.Л. Комарова / ред. А.М. Токиранов. С. 177–182.
- Сергеева Н.П., Буслов А.В., Веселов С.А. 2012. Определение даты начала нереста восточнокамчатского минтая по результатам ихтиопланктонных обловов // Водные биологические ресурсы северной части Тихого океана: состояние, мониторинг, управление. Мат. Всерос. науч. конф., посвященной 80-летию юбилею ФГУП «КамчатНИРО». ФГБНУ «КамчатНИРО». С. 359–362.
- Шлык Н.В. 2010. Аномалии термохалинных характеристик Ойясио, Восточно-Камчатского и Аляскинского течений. Автореф. ... канд. геогр. наук. Владивосток: ДВО РАН. С. 23.
- Buslov A.V., Varkentin A.I. 2008. Walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) spawning in the Okhotsk Sea waters off the north Kuril Islands and south-western Kamchatka // PICES Scientific Report. № 36. P. 269–278.
- Antonov N.P. 1991. Biology and population dynamics of the Eastern Kamchatka pollock: PhD abstract. Vladivostok: IMB FEB RAS 23 p. (In Russ.).
- Balykin P.A., Tepnin O.B. 1998. Water dynamics and spawning of pollock *Theragra chalcogramma* off eastern Kamchatka // Studies of biology and population dynamics of commercial fish of Kamchatka shelf. № 4. P. 7–14. (In Russ.).
- Buslov A.V. 2001. New data on distribution and migration of walleye pollock in the Pacific waters of the northern Kuril Islands and south-eastern Kamchatka // Izvestiya TINRO. V. 128. P. 229–241. (In Russ.).
- Buslov A.V. 2008. Walleye pollock on the eastern coast of Kamchatka: current state of stocks and recommendations for rational exploitation // Izvestiya TINRO. V. 152. P. 3–17. (In Russ.).
- Buslov A.V. 2009. About pollock (*Theragra chalcogramma*) spawning near the southwestern coast of Kamchatka // Izvestiya of TINRO. V. 158. P. 128–141. (In Russ.).
- Buslov A.V., Sergeeva N.P. 2009. Some results of the experiment on incubation of Eastern Kamchatka pollock (*Theragra chalcogramma*) eggs // Izvestiya of TINRO. V. 156. P. 82–94. (In Russ.).
- Buslov A.V., Tepnin O.B. 2002. Spawning and embryogenesis conditions of walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Gadidae) in deep-water canyons of the Pacific coast of Kamchatka // Voprosy ichtyologii. V. 42. № 5. P. 617–625. (In Russ.).
- Buslov A.V., Tepnin O.B. 2007. Characteristics of pollock spawning near the northern Kuril Islands and the southeastern tip of Kamchatka // Studies of aquatic biological resources of Kamchatka and the northwestern part of the Pacific Ocean. № 9. P. 235–245. (In Russ.).
- Buslov A.V., Tepnin O.B., Dubinina A. Yu. 2004. Features of the ecology of spawning and embryogenesis of the Eastern Kamchatka pollock // Izvestiya TINRO. V. 138. P. 282–298. (In Russ.).
- Varkentin A.I., Sergeeva N.P., Ilyin O.I., Ovsyannikov E.E. 2021. Fishery, age and size composition, stock status and catch prospects of walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*, Pallas, 1814) in the water area adjacent to the Kamchatka Peninsula and the Northern Kuril Islands // Studies of aquatic biological resources of Kamchatka and the Northwest Pacific. № 60. P. 5–42. (In Russ.).
- Gorbunova N.N. 1951. Walleye pollock eggs and its development // Izvestiya TINRO. V. 34. P. 89–97. (In Russ.).
- Zolotov O.G., Antonov N.P. 1986. About population structure of the Eastern Kamchatka pollock // Cods of the Far Eastern seas. Vladivostok: TINRO Publish. P. 43–50. (In Russ.).
- Ilyin O.I., Saushkina D. Ya. 2022. To the assessment of pollock (*Gadus chalcogrammus*) egg production in the canyons of Avacha Bay // Studies of aquatic biological resources of Kamchatka and the Northwest Pacific. № 64. P. 80–84. (In Russ.).
- Ilyin O.I., Sergeeva N.P. 2014. Estimation of loss and production of pollock (*Theragra chalcogramma*) eggs in the canyons of Avacha Bay // Studies of aquatic biological resources of Kamchatka and the Northwest Pacific. № 34. P. 81–86. (In Russ.).
- Ilyin O.I., Sergeeva N.P., Varkentin A.I. 2014. Stock assessment and prediction of TAC of Eastern Kamchatka pollock (*Theragra chalcogramma*) based on the precautionary approach // Trudy VNIRO. V. 151. P. 62–74. (In Russ.).
- Kachina T.F., Sergeeva N.P. 1978. Methodology of estimation of spawning stock of the Eastern Okhotsk Pollock // Fishery industry. № 12. P. 13–14. (In Russ.).
- Krovnin A.S., Zuenko Y.I., Figurkin A.L., Khen G.V., Kivva K.K., Novikov Y.V., Tepnin O.B. 2022. Oceanographic conditions within the main area of walleye pollock // Trudy VNIRO. V. 189. P. 16–44. (In Russ.).
- Polutov I.A., Tripolskaya V.N. 1954. Pelagic spawn and larvae of sea fish off Kamchatka coast // Izvestiya TINRO. V. 41. P. 295–308. (In Russ.).
- Rass T.S. 1933. Instruction on the collection and technique of quantitative treatment of sea fish eggs and fry. M: GOIN Publish. 24 p. (In Russ.).

REFERENCES

- Sabinin K.D., Silver A.N.* 2007. «Hot spots» in the field of internal waves in the ocean // *Acoustic Journal*. V. 53. № 3. P. 410–436. (In Russ.).
- Sergeeva N.P.* 2019. Walleye pollock spawning intensity in Kronotsky Bay (Eastern Kamchatka) // Conservation of biodiversity of Kamchatka and adjacent seas. Mat. XX Int. scientific conference dedicated to the 150th birthday of academician V.L. Komarov, RAS. / Ed. by A.M. Tokranov. P. 177–182. (In Russ.).
- Sergeeva N.P., Buslov A.V., Veselov S.A.* 2012. Determination of the spawning start date of the Eastern Kamchatka pollock based on the results of ichthyoplankton surveys // Aquatic biological resources of the North Pacific Ocean: state, monitoring, management. Mat. All-Russian scientific conference, devoted to the 80th anniversary of KamchatNIRO. KamchatNIRO. P. 359–362. (In Russ.).
- Shlyk N.V.* 2010. Anomalies of thermohaline characteristics of Oyasio, East Kamchatka and Alaska currents. PhD abstract. Vladivostok: FEB RAS. P. 23. (In Russ.).
- Buslov A.V., Varkentin A.I.* 2008. Walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) spawning in the Okhotsk Sea waters off the north Kuril Islands and south-western Kamchatka // PICES Scientific Report. № 36. P. 269–278.

*Поступила в редакцию 24.06.2022 г.
Принята после рецензии 15.09.2022 г.*