

УДК 597.555.5(265.52)

ЭКОЛОГИЯ ГЛУБОКОВОДНОГО НЕРЕСТА ВОСТОЧНОКАМЧАТСКОГО МИНТАЯ

© 2026 г. А. И. Варкентин^{1,2}, О. Б. Тепнин^{1,2}, Д. Я. Мельник^{1,2}, О. И. Ильин¹,
А. В. Зимин^{2,3}, А. А. Коники²

¹Камчатский филиал ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО» («КамчатНИРО»),
Петропавловск-Камчатский, Российская Федерация

²Институт океанологии имени П. П. Ширшова РАН, Москва, Российская Федерация

³Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Российская Федерация
E-mail: a.varkentin@kamniro.vniro.ru

Поступила в редакцию 29.05.2025; после доработки 07.08.2025;
принята к публикации 12.02.2026.

Минтай — один из наиболее распространённых видов рыб Северной Пацифики и важный объект рыболовства. У Юго-Восточной Камчатки и Северных Курил обитает восточнокамчатская популяция этого вида. В 2000–2004 гг. в районе глубоководных каньонов Авачинского (Северного, Центрального и Южного) и Кроноцкого заливов изучены гидрологические условия, экология нереста минтая и его масштабы. В 2022–2024 гг. исследования возобновлены, выявлены значительные изменения гидрологических условий и возможное их влияние на вертикальное распределение икры минтая. Цель работы — обобщить все имеющиеся к настоящему времени данные о глубоководном нересте восточнокамчатского минтая. Для исследования использовали результаты комплексных (ихтиопланктонных и гидрологических) съёмов, выполненных по стандартной сетке станций в апреле — мае 2003–2024 гг., учащённых обловов ихтиопланктона в марте — мае 2003–2024 гг. в реперных точках, расположенных в вершинах каньонов Авачинского залива, послонных обловов в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов, а также наблюдений в промысловом рейсе в марте — апреле 1997 г. Показано, что гидрологические условия в каньонах Авачинского залива весной претерпевают значительные изменения не только в межгодовом плане, но и на временных отрезках порядка десятков часов. Короткопериодные колебания могут быть связаны с приливной динамикой вод. В 1997 г. икрометание минтая в Авачинском и Кроноцком заливах происходило в основном в глубоководных каньонах. В Северном каньоне массовый нерест пришёлся на первую декаду апреля, в Центральном и Южном — на вторую декаду этого месяца. Нерестовым концентрациям в каньонах была присуща вертикальная структура: самцы располагались глубже самок. В 2007 и 2010–2011 гг. в каньонах учитывали в среднем 60,5 % всей икры минтая восточнокамчатской популяции, при этом 44,4 % регистрировали в Северном каньоне. Подтверждено, что сроки массового икрометания в глубоководных каньонах варьируют по годам в зависимости от термических условий. Для Северного каньона установлена достоверная отрицательная связь между днём пика нереста и средневзвешенной к общему количеству икры минтая температурой воды в слое 300–500 м, а также средней температурой воды у дна на шельфе Авачинского залива в период выполнения ихтиопланктонных съёмов. Выявлено, что горизонты нереста минтая в глубоководных каньонах Авачинского залива, устанавливаемые по распределению икры на I стадии развития (возраст 3 ч), изменяются в межгодовом и сезонном аспектах.

Ключевые слова: минтай *Gadus chalcogrammus*, Тихий океан, глубоководные каньоны, нерест, икра, стадии развития, температура, солёность, внутренние волны

Минтай *Gadus chalcogrammus* Pallas, 1814 — один из массовых видов рыб Северной Пацифики и важный объект отечественного и мирового рыболовства. В тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатке и северным Курильским островам, от Кроноцкого залива до острова Харимкотан, обитает относительно крупная популяция этого вида — восточнокамчатская [Антонов, 1991; Буслов, 2008; Золотов, Антонов, 1986].

Одним из основных методов изучения воспроизводства минтая являются ихтиопланктонные съёмки [Балькин, Варкентин, 2006; Балькин и др., 2002; Золотов и др., 1987; Качина, Сергеева, 1987; Лисовенко, 2000]. В тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатке, их проводили в 1940–1950-х гг. Затем длительное время исследований не было. С 1974 г. съёмки стали регулярными [Балькин, Тепнин, 1998]. Их проведение было приурочено к нересту *G. chalcogrammus* (конец марта — начало мая). Считалось, что размножение восточнокамчатского минтая происходит в основном над шельфом (в интервале глубин 50–170 м) при низких значениях температуры воды [Антонов, 1991; Золотов, Антонов, 1986]. Над глубинами > 200 м обычно встречали не более 30 % всей учтённой икры начальной стадии развития. Принимая во внимание это обстоятельство, во время ихтиопланктонных съёмок там, как и в других районах, облавливали только верхний 200-метровый слой воды [Балькин, Тепнин, 1998]. В процессе исследований было обнаружено несоответствие между количеством развивающейся икры минтая и нерестовым запасом [Антонов, 1991; Антонов, Золотов, 1987]. П. А. Балькиным [1997] было высказано предположение, что в Авачинском заливе икра может развиваться в слое 400–500 м, то есть она может быть недоступна для учёта во время стандартных съёмок. Позднее гипотеза была подтверждена результатами исследований А. В. Буслова и О. Б. Тепнина [2002]. Установлено, что в глубоководных каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов нерест протекает в горизонте 400–600 м, ниже слоя осенне-зимней конвенции, и более 90 % икринок сосредоточено глубже 200 м. Таким образом, при выполнении обловов до 200 м основная часть икры не была учтена.

Выявленные особенности воспроизводства восточнокамчатского минтая обусловили изменения в методике проведения ихтиопланктонных исследований. В 2000 г. в стандартную сетку станций добавили точки, расположенные в вершинах глубоководных каньонов в Авачинском и Кроноцком заливах, а нижний предел погружения сети увеличили до 550 м. До 2003 г. работы проводили на промысловых судах по упрощённой сетке станций, а с 2003 г. — в основном на собственных научно-исследовательских судах (МРТК-316 и МРТК «Инженер Мартынов»), при этом у Северных Курил — на промысловых судах и на судах Базы исследовательского флота ВНИРО (Владивосток).

В результате работ 2000–2004 гг. (микросъёмки в районе каньонов Авачинского залива, тотальные и послонные обловы ихтиопланктона в вершинах каньонов и др.) были детально изучены экология глубоководного нереста и его масштабы, проанализированы сроки [Буслов, 2008; Буслов, Тепнин, 2002; Буслов и др., 2004, 2006]. В частности, А. В. Бусловым с соавторами [2004] показано: одной из особенностей воспроизводства минтая в каньонах является наличие так называемых эпицентров нереста, что прослеживается на картах распределения икры начальной стадии. Их регистрируют над изобатами 400–600 м в вершинах каньонов. Многолетние исследования показали, что в этих точках всегда расположены наиболее плотные скопления производителей, а концентрации икры здесь в пик нереста максимальны. Многократные ихтиопланктонные обловы в эпицентрах в течение одного сезона позволяют судить о ходе икрометания. Учитывая вышеизложенное, с 2003 г. в трёх каньонах Авачинского залива специалисты стали выполнять многократные обловы. Позднее была показана определяющая роль в воспроизводстве восточнокамчатского минтая так называемого Северного каньона [Ильин, Сергеева, 2014], и с 2018 г. многократные обловы (до 10 за нерестовый сезон) с начала марта по начало мая с периодичностью 3–5 дней стали выполняться, как правило, только в этом каньоне. Продукция икры в эпицентре

нереста в Северном каньоне используется в качестве одного из индексов нерестового запаса в модельных расчётах [Ильин, 2022; Ильин и др., 2014].

Некоторые сведения об особенностях и интенсивности нереста минтая в каньонах в Кроноцком заливе, полученные по результатам исследований в 2000–2019 гг., приведены в работе Н. П. Сергеевой [2019].

По мере исследований представление о вариабельности гидрологических условий в глубоководных каньонах Авачинского залива также расширялось и претерпевало значительные изменения. По общепринятому мнению, гидрологические условия в районе глубоководных каньонов в заливах восточного побережья Камчатки формируются под влиянием большого количества факторов. В частности, термические условия в весенний сезон для охваченного осенне-зимней конвекцией слоя вод определяются уровнем обменных процессов с атмосферой и зависят от «суховости» предшествующего сезона [Ванин, 2017], а также от адвекции вод течениями [Miura et al., 2002; Rogachev et al., 2007]. В результате к началу интенсивного нереста восточнокамчатского минтая большую часть акватории над шельфом занимают сильно охлаждённые воды зимней формации, холодный подповерхностный слой (далее — ХПС). В отдельные годы температура в ядре ХПС может достигать отрицательных значений, а нижняя граница слоя может опускаться вдоль материкового склона до глубин около 400–500 м. Первоначально считалось [Давыдов, Куцых, 1968], что температура в ядре ХПС мало изменчива и сохраняется на протяжении всего тёплого периода года, до развития процесса нового конвективного перемешивания. Ниже ХПС температура вод возрастает достаточно резко — до уровня около +3,5 °С (слой скачка). Так проявляется присутствие тёплого промежуточного слоя (далее — ТПС). Именно такой является вертикальная структура вод в районе глубоководных каньонов к началу массового нереста минтая. После подтверждения наличия глубоководного икрометания в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов [Буслов, Тепнин, 2002] было высказано предположение о существовании более благоприятных условий (по термике вод) для продуктивного размножения ниже границы ХПС и ТПС, а также о возникновении завихрённости течений над каньонами [Буслов и др., 2004, 2006], концентрирующих выметанную икру и препятствующих её дальнейшему выносу в неблагоприятные для развития минтая места. Однако работы последних лет, в частности анализ данных суточных наблюдений [Варкентин, Саушкина, 2022], показали, что гидрология каньонов характеризуется большой изменчивостью на различных временных интервалах [Коник и др., 2024b].

В 2022–2024 гг. исследования глубоководного нереста минтая были возобновлены. Они выявили возможное влияние на вертикальное распределение икры внутренних волн [Варкентин, Саушкина, 2022; Варкентин и др., 2024; Коник и др., 2024a, b; Саушкина и др., 2023; Zimin et al., 2024]. По данным А. И. Варкентина и Д. Я. Саушкиной [2022], в разные годы икра начальной стадии зарегистрирована в максимальной концентрации на глубинах 200–550 м, а икра более поздних стадий — на тех же или больших глубинах, что может быть связано с вертикальными движениями воды. При проведении суточных станций в каньонах Авачинского залива было обнаружено вертикальное перемещение слоя скачка температуры и солёности между ХПС и ТПС более чем на 100 м за период, близкий к периоду приливного цикла для этого района [Саушкина и др., 2023]. А. А. Коником с соавторами [2024a] по результатам экспериментальных исследований показано, что горизонты основного икрометания минтая в каньонах меняются в течение суток под влиянием процессов, вероятно обусловленных приливным циклом.

Учитывая вышеизложенное, мы сочли целесообразным обобщить в настоящей работе имеющуюся информацию о глубоководном нересте восточнокамчатского минтая, дополнив уже известные сведения из литературных источников данными, полученными в последние годы. Это и определило цель исследования, для достижения которой необходимо было решить ряд задач:

- проследить межгодовую изменчивость термических условий в каньонах;

- охарактеризовать распределение и биологическое состояние минтая в глубоководных каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов в период воспроизводства;
- оценить вклад глубоководного нереста в репродуктивный потенциал восточнокамчатского минтая;
- представить данные о сроках и интенсивности воспроизводства *Gadus chalcogrammus* в каньонах Авачинского залива;
- проанализировать сведения о горизонтах нереста минтая в каньоне Авачинского залива.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для характеристики гидрологических условий и распределения икры минтая использованы результаты комплексных (ихтиопланктонных и гидрологических) съёмок, выполненных по стандартной сетке станций в апреле — мае 2003–2024 гг. (рис. 1).

Для исследования динамики, интенсивности и сроков глубоководного нереста с марта по май 2003–2024 гг. в реперных точках, расположенных в вершинах каньонов Авачинского залива, проводили учащённые (по возможности 1 раз в 5–10 дней) обловы ихтиопланктона.

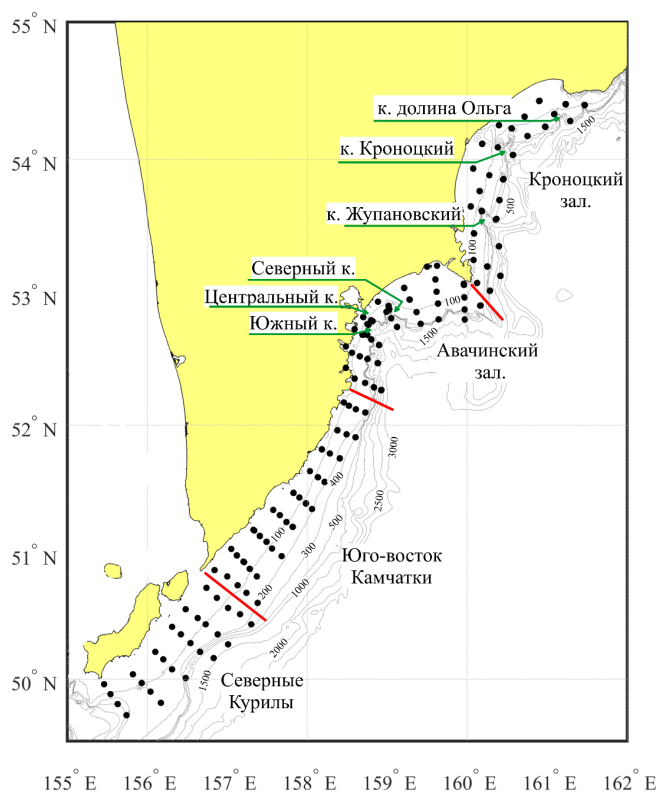


Рис. 1. Схема стандартной сетки станций комплексной (ихтиопланктонной и гидрологической) съёмки в тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатскому полуострову и северным Курильским островам (красными линиями выделены границы стандартных полигонов). Подписаны основные реперные точки в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов: каньон Южный ($52^{\circ}46'$ с. ш., $158^{\circ}46'$ в. д.); каньон Центральный ($52^{\circ}48'$ с. ш., $158^{\circ}47'7''$ в. д.); каньон Северный ($52^{\circ}54'7''$ с. ш., $159^{\circ}01'$ в. д.); каньон Жупановский ($53^{\circ}37'2''$ с. ш., $160^{\circ}14'$ в. д.); каньон Кроноцкий ($54^{\circ}05'4''$ с. ш., $160^{\circ}23'$ в. д.); каньон Долина Ольга ($54^{\circ}20'$ с. ш., $161^{\circ}05'2''$ в. д.). Серыми линиями показаны изобаты от 100 до 500 м и от 500 до 4000 м

Fig. 1. Scheme of the standard grid of stations of integrated surveys (covering ichthyoplankton and hydrological conditions) in Pacific waters adjacent to the Kamchatka Peninsula and the northern Kuril Islands (the boundaries of standard polygons are highlighted with red lines). The main reference points in the canyons of the Avacha and Kronotsky bays are signed: the Yuzhny Canyon ($N52^{\circ}46'$, $E158^{\circ}46'$); the Tsentralny Canyon ($N52^{\circ}48'$, $E158^{\circ}47'7''$); the Severny Canyon ($N52^{\circ}54'7''$, $E159^{\circ}01'$); the Zhupanovsky Canyon ($N53^{\circ}37'2''$, $E160^{\circ}14'$); the Kronotsky Canyon ($N54^{\circ}05'4''$, $E160^{\circ}23'$); the Olga Valley Canyon ($N54^{\circ}20'$, $E161^{\circ}05'2''$). Gray lines show isobaths from 100 to 500 m and from 500 to 4,000 m

С целью изучения вертикального распределения икры минтая в некоторые годы (2013–2014, 2016–2017, 2019–2020 и 2023–2024 гг.) в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов выполняли послойные обловы (см. рис. 1). Перед ними делали тотальные обловы и измеряли основные гидрологические параметры.

За 22 года исследований во всём нерестовом ареале восточнокамчатского минтая выполнено 8 полных комплексных (ихтиопланктонных и гидрологических) съёмок (в 2006–2008, 2010–2011, 2016, 2021 и 2023 гг.), в каньонах Авачинского залива сделано 347 учащённых обловов, в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов проведено 38 послойных обловов. Количество гидрологических станций в каньонах составило 494.

Во время учётных съёмок обловы ихтиопланктона в каньонах проводили до глубины 550 м, на шельфе — преимущественно до дна, а над материковым склоном — до 200 м. Учащённые тотальные обловы в каньонах Авачинского залива выполняли до глубины 550 м. Послойные обловы в реперных точках, расположенных в вершинах каньонов Авачинского и Кроноцкого заливов, делали по стандартным горизонтам (0–25, 25–50, 50–100, 100–200, 200–300, 300–400 и 400–550 м).

Обловы ихтиопланктона проводили ихтиопланктонной конической сетью ИКС-80 (площадь входного отверстия — $0,5 \text{ м}^2$, газ № 14). Гидрологические исследования выполняли от поверхности до 550–600 м с помощью зондирующего комплекса с шагом по глубине 1 м. Снаряжение опускали/поднимали со скоростью $0,5\text{--}0,6 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$. Ихтиопланктон фиксировали в 4%-ном растворе формальдегида для последующей транспортировки проб и камеральной обработки в лабораторных условиях в КамчатНИРО. Она заключалась в подсчёте количества икринок и личинок минтая и в определении стадий развития икры по шкале N. Naplin и C. Obenchain [1980], адаптированной для минтая D. Blood с соавторами [1994].

В основу исследований распределения и биологического состояния (размерный состав и соотношение стадий зрелости гонад) производителей восточнокамчатского минтая в период нереста легли как литературные данные, так и неопубликованные материалы, собранные А. И. Варкентин в марте и апреле 1997 г. — во время специализированного тралового промысла этого вида в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов на БМРТ «Байковск». Сначала с помощью эхолота выполняли серию галсов, пересекавших изобаты от 50 до 2000 м, для выяснения характера распределения минтая по глубинам. На выявленных скоплениях посредством разноглубинного трала РТ/ТМ 112 (вертикальное раскрытие — 60 м, горизонтальное — 70 м, размер ячеи в кутке — $60 \times 60 \text{ мм}$) делали 1–2 контрольных траления. В районе массовых концентраций рыб в течение двух и более дней работали в промысловом режиме, производя траления в разных его частях и горизонтах и в разное время суток.

По возможности из каждого трала брали выборку в 200–300 экз. минтая. У рыб измеряли длину по Дж. Смитю. При вскрытии определяли пол и стадию зрелости гонад. Всего проанализировано 59 тралений, выполнено 17 277 промеров рыб.

Изменчивость скорости и направления геострофического переноса на поверхности акватории у восточного побережья Камчатки анализировали по данным спутникового мониторинга уровня обработки L4 с интернет-ресурса <https://marine.copernicus.eu/> (Copernicus, Франция).

Динамику температуры поверхности воды для акватории северо-западной части Тихого океана и юго-западной части Берингова моря исследовали по материалам дистанционного мониторинга, полученным с сайта Национального управления океанических и атмосферных исследований США (<https://www.ncei.noaa.gov/data/sea-surface-temperature-optimum-interpolation/>). Для выделения экстремальных периодов в термическом состоянии верхнего квазиоднородного слоя применяли методику статистической обработки ряда наблюдений [Елисева, Юзбашев, 2008], подробно изложенную в статье А. И. Варкентина с соавторами [2024].

Для построения генерализованной схемы распределения общего количества икры минтая использовали результаты съёмок, выполненных во всём нерестовом ареале популяции (2006–2008, 2010–2011, 2016, 2021 и 2023 гг.). Данные осредняли по трапециям с шагом $0,15^\circ$ по широте и долготе.

Для оценки относительного вклада глубоководного нереста в общий репродуктивный потенциал популяции использовали результаты съёмок 2007 и 2010–2011 гг. В эти годы съёмки были выполнены в наиболее близкие сроки и в полном объёме. Относительный вклад рассчитывали как частное от общего количества учтённой икры в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов к общему количеству учтённой икры на всех полигонах и выражали в процентах.

Интенсивность и сроки нереста минтая в каньонах Авачинского залива исследовали по литературным данным [Ильин, Саушкина, 2022; Ильин, Сергеева, 2014], а также по новым сведениям, которые были получены в марте — начале мая 2020 и 2022–2024 гг. по результатам тотальных обловов в Северном каньоне. Длительность стадий развития икры рассчитывали по формуле:

$$T = a \times e^{-b \times t} + c,$$

где T — продолжительность эмбрионального развития икринок, сут;

a , b и c — коэффициенты;

t — температура воды, $^\circ\text{C}$.

Значения коэффициентов приведены в работе А. В. Буслова и Н. П. Сергеевой [2013]. Принимали, что I стадии развития по шкале Т. С. Расса [1933] соответствуют стадии 1–8 по шкале N. Naplin и С. Obenchain [1980], адаптированной для минтая D. Blood с соавторами [1994], II стадии — стадии 9–15, III — стадии 16–19, IV — стадии 20–21.

Среднюю температуру воды в каньонах во время учащённых тотальных обловов рассчитывали для каждого облова в слое 300–500 м, где развивается основное количество икры минтая [Буслов, Тепнин, 2002; Буслов и др., 2004].

Алгоритм оценки продукции икры и сроков нереста в глубоководных каньонах Авачинского залива подробно описан в работах [Ильин, Саушкина, 2022; Ильин, Сергеева, 2014].

О горизонтах нереста минтая в наиболее изученном каньоне Авачинского залива, в Северном, судили по наличию в пробах икры на стадии развития 1 по шкале N. Naplin и С. Obenchain [1980], адаптированной для минтая D. Blood с соавторами [1994]. Её продолжительность при температуре воды около $+2^\circ\text{C}$ составляет примерно 3 ч [Blood, 2002].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам предыдущих исследований установлено: для восточнокамчатского минтая характерны два типа нереста, различающиеся между собой экологией, сроками и районами икрометания, — глубоководный и шельфовый [Буслов, 2008; Буслов и др., 2004]. Размножение на шельфе можно считать традиционным для минтая. Глубоководное икрометание отмечено лишь в нескольких районах: в проливе Шелихова, в заливе Аляска, у островов Богослова в юго-восточной части Берингова моря, в проливе Канага в центральной части Алеутской гряды [Булатов, 1987; Степаненко, 2003; Kim, 1989], в каньонах Карагинского залива, Четвёртого Курильского пролива и залива Шелихова [Буслов, Тепнин, 2002]. Таким образом, ареал воспроизводства восточнокамчатского минтая составляют глубоководные нерестилища, расположенные в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов, и шельфовые — у Юго-Восточной Камчатки (южнее мыса Поворотный) и северных Курильских островов (до южной оконечности острова Парамушир). В Авачинском и Кроноцком заливах минтай также нерестится на шельфе, но масштабы икрометания, по сравнению с масштабами глубоководного нереста, невелики.

Считается, что воспроизводство в каньонах — это адаптация к комплексу квазистационарных условий, благодаря которым икринки не выносятся из впадин. Здесь же происходит стагнация макропланктона, который является пищей личинок минтая при их переходе на экзогенное питание [Буслов, 2008; Буслов, Тепнин, 2002; Буслов и др., 2004].

Гидрологические условия и их изменчивость. В марте у восточного побережья Камчатки сохраняются зимние условия, лишь в апреле начинается прогрев поверхности. Под поверхностью находится холодный осенне-зимний слой (ХПС) мощностью до 500 м [Давыдов, Куцых, 1968], с низкими температурами и растущей солёностью. Мощность его развития отражает «суровость» предшествующего осенне-зимнего периода [Тепнин, 2022]. Ниже расположен более тёплый слой (ТПС). С января по март температура ХПС снижается, а слой скачка опускается более чем на 100 м. Весной тенденция меняется, и граница поднимается. Примеры за май 2012 г. показывают, что межгодовая изменчивость температуры в районе каньонов может быть значительной (рис. 2).

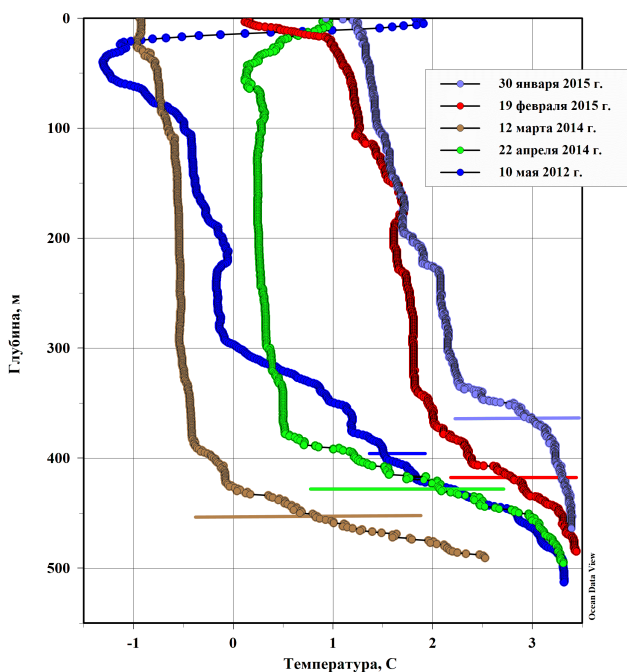


Рис. 2. Примеры вертикального распределения температуры воды в январе — мае для Северного каньона Авачинского залива (линиями разных цветов показаны приблизительные границы распространения холодного промежуточного слоя в отдельные месяцы)

Fig. 2. Examples of vertical distribution of water temperature in January–May for the Severny Canyon of the Avacha Bay (the lines of different colors show the approximate boundaries of the cold intermediate layer in individual months)

Рассмотренные выше изменения гидрологического режима в целом характеризуют длиннопериодные процессы, происходящие в толще вод каждый год:

- развитие осенне-зимнего конвективного перемешивания с постепенным заглублением нижней границы ХПС и с понижением температуры во всём этом слое;
- подъём слоя скачка в апреле — мае и повышение средней температуры в ХПС;
- влияние процессов адвекции — как горизонтальной (течения), так и вертикальной (апвеллинговые явления).

Однако, как показали исследования последних лет [Варкентин и др., 2024; Zimin et al., 2024], существуют и короткопериодные изменения в верхнем полукилометровом слое вод, которые характеризуются не меньшей вертикальной амплитудой. А. А. Кони́ком с соавторами [2024a] при рассмотрении результатов суточной станции, выполненной 27–29 апреля 2024 г., наглядно продемонстрировано значительное перемещение измеряемых параметров в зоне раздела между ХПС и ТПС. Вертикальное перемещение изотермы 1 °C за 10 ч превышало 200 м. При этом смещения изотерм по глубине в зоне ТПС были не столь значительны и составляли около 70 м. Возможно, именно этот фактор является основным при выборе минтаем преимущественного горизонта нереста в каньонах.

Одной из ключевых причин столь заметных короткопериодных вертикальных колебаний поля плотности (температура и солёность) могут быть градиентно-вихревые, или внутренние, волны разной природы. Так, в работе E. Svergun и A. Zimin [2020] показано, что высота внутренних волн на мелководье составляет 10–15 м, в то время как в глубоководной части она не превышает 10 м. Эти волны распространяются от «источника генерации», находящегося в районе изобаты 500 м, где значительно возрастает уклон материкового склона, с приливной периодичностью (полусуточные волны). В той же работе указано на возможность существования другого источника внутренних волн — инерционных колебаний фронтального раздела, образованного меандрами Камчатского течения. По данным спутникового мониторинга, в апреле 2024 г. в районе Авачинского залива зафиксирован мощный антициклональный вихрь с двумя центрами (рис. 3). Возможно, именно его присутствие послужило фактором усиления описанных выше колебаний в зоне раздела двух водных масс. Заметим, что в данном случае речь идёт о вертикальных колебаниях порядка 70 м, и это значение существенно больше, чем высота внутренних волн, зафиксированная в исследованиях 2018 г.

Исходя из столь значительной кратковременной изменчивости гидрологических условий в районе каньонов Авачинского залива, в частности температуры воды по горизонтали, затруднительно провести сколько-нибудь обоснованное сравнение межгодовой изменчивости условий нереста восточнокамчатского минтая по данным многолетних натуральных наблюдений. В этом плане более продуктивен подход к определению межгодовой изменчивости термических условий у восточного побережья Камчатки в период воспроизводства *G. chalcogrammus*, предложенный в работах О. Б. Тепнина [2022] и А. И. Варкентина с соавторами [2024]. В этих публикациях показано, что изменение уровня энтальпии вод слоя, в котором предпочитает нереститься минтай, хорошо согласуется с колебаниями уровня ледовитости юго-западной части Берингова моря, то есть с «суровостью» осенне-зимнего периода. На основании статистической обработки временного ряда авторами предложена типизация лет, согласно которой в исследуемом районе в XXI в. преобладали «тёплые» и «нормальные» годы [Варкентин и др., 2024].

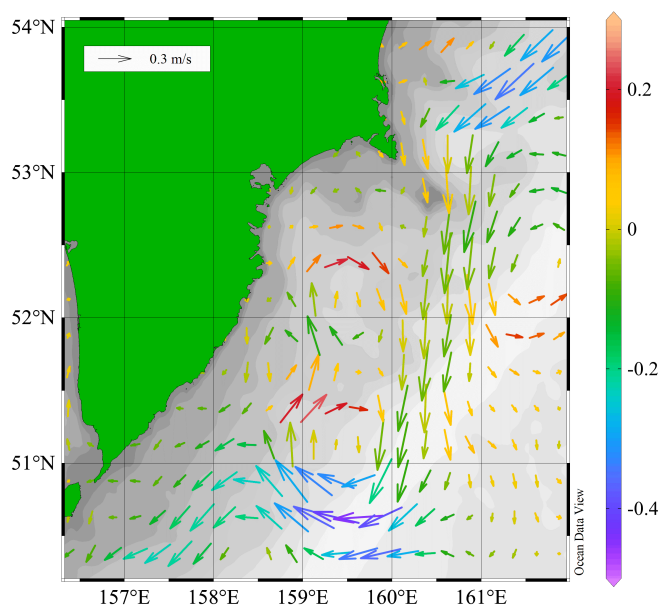


Рис. 3. Поле скорости и направления геострофического переноса вод на поверхности в районе восточного побережья Камчатки в апреле 2024 г.

Fig. 3. Velocity field and directions of geostrophic water transport at the surface off the eastern coast of Kamchatka in April 2024

Распределение и биологическое состояние производителей минтая в глубоководных каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов в нерестовый период. В марте и первых двух декадах апреля минтай сосредотачивается в центральной части Авачинского залива вблизи каньонов [Антонов, 1991; Антонов, Золотов, 1987; Балыкин, 1997]. Его скопления малоподвижны, уловы стабильны, поэтому промысловые суда длительное время работают практически в одних и тех же координатах. В конце апреля — мае, когда большая часть рыб уже отнерестилась, минтай у Юго-Восточной Камчатки рассредоточивается. Скопления фиксируются над материковым склоном и над внешним шельфом на глубине 150–400 м. Исследователи отмечают смещение минтая в южном направлении, что связано с изменениями положения центра нереста. К середине мая, когда завершается массовое икрометание, промысел у юго-восточной оконечности заканчивается; флот переходит в Кроноцкий залив, где рыбаки облавливают отнерестившихся особей над шельфом или абиссалью.

По информации, полученной на промысловом судне весной 1997 г., в третьей декаде марта — второй декаде апреля основным районом промысла минтая в Авачинском заливе был Северный каньон. Максимальные концентрации рыб, как правило, располагались в толще воды в горизонте ниже 230 м. При продвижении судна по направлению от берега скопления становились более разреженными, и на выходе из каньона на изобатах 900–1000 м они исчезали вовсе. На экране эхолота хорошо просматривались два насыщенно окрашенных слоя — с центрами в горизонтах 300–320 и 500–540 м. Реже наблюдали трёхслойную запись — в горизонтах 260–300, 400 и 500–540 м. Иногда скопления минтая регистрировали у самого дна, в слое 80–100 м.

Основу уловов (73 %) составляли рыбы длиной 47–57 см (средняя длина — 49,1 см) (рис. 4А). Период наблюдения, очевидно, совпал по времени с интенсивным икрометанием минтая в Северном каньоне: большая часть производителей имела гонады на стадиях V, VI и VI-II (рис. 4Г).

К середине апреля в Северном каньоне уловы минтая снизились в 1,7 раза. Примерно во столько же раз уменьшилась в пробах доля самок, а относительное количество нерестящихся и отнерестившихся рыб многократно возросло. Очевидно, пик размножения уже миновал, и большая часть производителей покинула каньон, в первую очередь самки, завершающие икрометание раньше [Шунтов и др., 1993].

В это же время крупные скопления минтая обнаружены в Центральном и Южном каньонах (см. рис. 1). Примечательно, что в марте здесь скоплений *G. chalcogrammus* не регистрировали, при этом в нескольких милях к северу, в Северном каньоне, наблюдали плотные косяки рыб. Эхозапись появлялась над изобатами 320–360 м. До глубины 450–480 м скопления рыб, как правило, располагались у дна, затем они «отрывались» от склона и над изобатами 500–600 м располагались в толще воды. В сплошной почти 200-метровой «стене» рыбы здесь, как и в Северном каньоне, зачастую отчётливо выделялись два слоя — верхний, более плотный, и нижний (с центрами в горизонтах 340–360 и 450–460 м соответственно). Нередко скопления выглядели однородной массой с глубины 340–360 м и до самого дна. Чем дальше судно продвигалось от вершины каньона в сторону океана, тем более размытой становилась запись; на выходе она исчезала совсем.

Несмотря на малую удалённость Центрального и Южного каньонов друг от друга, подмечен ряд отличий в биологическом состоянии минтая. В обоих глубоководных каньонах уловы состояли в основном из крупных половозрелых рыб, при этом модальные и средние размеры минтая оказались здесь выше, чем в Северном каньоне, а в Южном каньоне рыбы были крупнее, чем в Центральном (рис. 4Б, В). Пик нереста в каньонах к моменту наблюдения, очевидно, миновал: в уловах доминировали рыбы с выметанными половыми продуктами (рис. 4Д, Е).

Изменялись со временем и некоторые биологические показатели рыб. Так, в Центральном каньоне частота встречаемости среди производителей самок уменьшилась с 55,6 % в начале

периода наблюдений до 33,9 % в конце, а в Южном — с 81,5 до 42,9 %. Эти данные в целом подтверждают высказанное выше предположение относительно их миграций с мест размножения сразу после вымета половых продуктов.

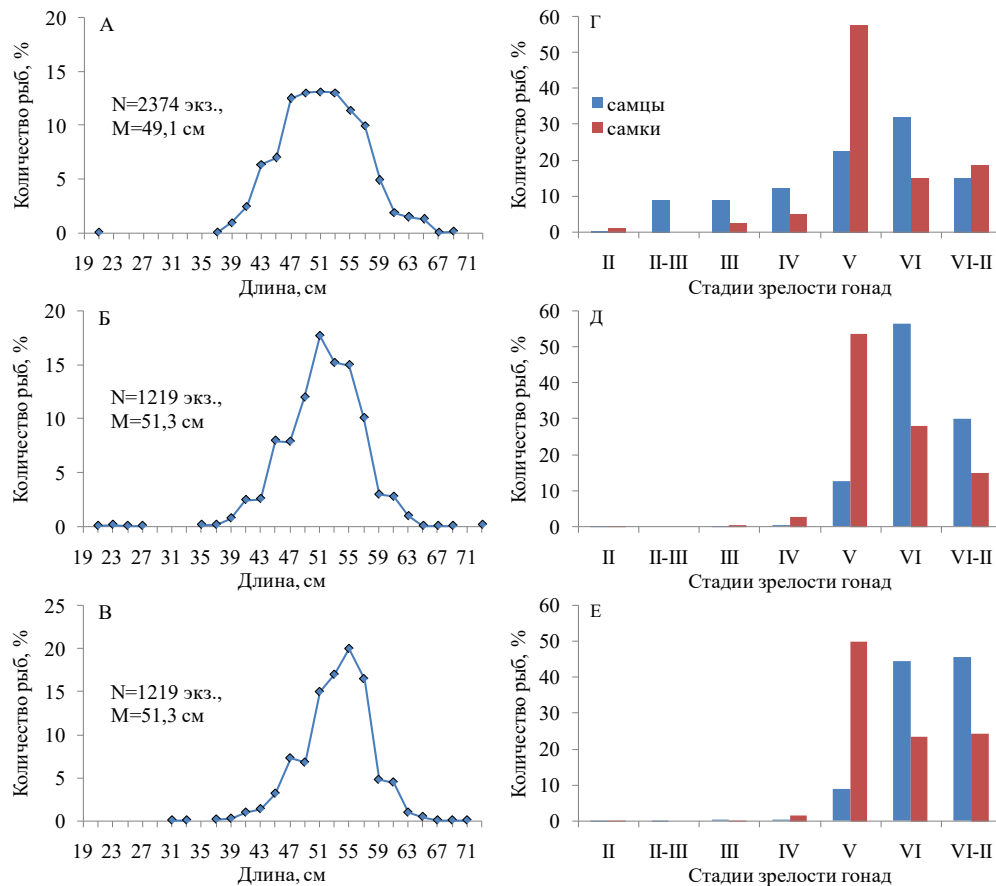


Рис. 4. Размерный состав и соотношение стадий зрелости гонад минтая в каньонах Авачинского залива: в Северном каньоне — 12–16 апреля 1997 г. (А, Г); в Центральном каньоне — 20–27 апреля (Б, Д); в Южном каньоне — 20–28 апреля (В, Е)

Fig. 4. Size composition and ratio of stages of maturity of pollock gonads in the canyons of the Avacha Bay: in the Severny Canyon, on 12–16 April, 1997 (A, Г); in the Tsentralny Canyon, on 20–27 April (Б, Д); in the Yuzhny Canyon, on 20–28 April (В, Е)

В тралениях, выполненных в верхних горизонтах скоплений, доля самок составляла около 70 %; в нижних на одну самку приходилось три-четыре самца. Между этими слоями соотношение полов было близким к 1 : 1. Здесь, вероятно, и происходил основной нерест. Напомним, что наиболее часто наблюдавшаяся на эхолоте запись скоплений минтая выглядела именно 2–3-слойной. В данном случае речь идёт, очевидно, о вертикальной структуре нерестовых концентраций, которая описана достаточно хорошо, в частности в отношении восточнокамчатского минтая [Серобаба, 1974; Шунтов и др., 1993]. По информации А. В. Буслова и Н. П. Сергеевой [2013], которые обобщили имеющиеся в литературе сведения о нерестовом поведении минтая, его икрометание сопровождается сложным брачным поведением, описанным в ряде работ [Baird, Olla, 1991; Sakurai, 1989, 1993]. Нересту предшествует соревнование самцов за самку, в процессе которого формируются пары для размножения. Непосредственно вымет икры сопровождается ухаживанием и ритуальными взаимодействиями, включающими синхронное плавание, соприкосновения и конвульсивные движения.

Нередко в утренние часы верхнюю границу эхозаписи фиксировали в более высоких горизонтах — на 280 м, а иногда даже на 185–200 м, то есть минтай совершал суточные вертикальные миграции: ночью он перемещался ближе к поверхности, а днём заглублялся. С питанием это явление не связано: почти у половины всех рыб были пустые желудки, при этом у второй половины в них штучно встречалась икра собственного вида. Более обоснованными представляются вертикальные смещения производителей минтая вместе с выметанной икрой под действием внутренних волн, обусловленных приливной составляющей [Варкентин, Саушкина, 2022; Кони́к и др., 2024b].

В Кроноцком заливе в начале апреля плотные скопления минтая зарегистрированы лишь в центральной части, в каньоне Кроноцкий, над глубинами 400–600 м в горизонте ниже 360 м. В конце апреля, когда залив был обследован в поисковом режиме, значимых скоплений производителей минтая в указанном каньоне не обнаружили. В каньонах Жупановский и Долина Ольга скоплений минтая также не наблюдали. Очевидно, что в Кроноцком заливе, как и в Авачинском, к концу месяца нерест минтая завершился.

Итак, в 1997 г. икрометание минтая в Авачинском и Кроноцком заливах происходило в основном в каньонах. По информации А. И. Варкентина с соавторами [2024], в конце 1990-х — начале 2000-х гг. ресурсы восточнокамчатского минтая находились на низком уровне. Таким образом, подтверждается высказанное ранее А. В. Бусловым и О. Б. Тепниным [2002] предположение, что в годы снижения запасов размножение протекает преимущественно в глубоководных каньонах.

Сроки массового нереста минтая в Авачинском заливе отличались по районам наблюдений. В Северном каньоне он имел место примерно на неделю раньше, чем в других районах, — в первой декаде апреля; это хорошо согласуется с данными, полученными позднее А. В. Бусловым с соавторами [2004] по результатам ихтиопланктонных исследований. В Центральном и Южном каньонах разгар икрометания, очевидно, приходился на вторую декаду апреля. Конец месяца характеризовался общим падением уловов на единицу усилия, что связано с завершением размножения и с миграциями минтая за пределы нерестилищ. Нерестовым концентрациям в каньонах была присуща вертикальная структура: самцы располагались глубже самок.

Вклад глубоководного нереста в репродуктивный потенциал восточнокамчатского минтая. Ранее А. В. Бусловым с соавторами [2004] по результатам ихтиопланктонных съёмок 2000–2003 гг. в тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатке и северным Курильским островам, была построена генерализованная схема количественного распределения развивающейся икры минтая. Чётко выделялись три района её основных концентраций: центральные части Кроноцкого и Авачинского заливов и юго-восточная оконечность полуострова Камчатка. Позднее эта информация подтверждена А. И. Варкентином и Д. Я. Саушкиной [2022] по результатам анализа межгодовой динамики распределения икры минтая в 2013–2022 гг. Построенная нами генерализованная схема распределения общего количества икры по материалам ихтиопланктонных съёмок, выполненных во всём нерестовом ареале восточнокамчатского минтая, в целом хорошо согласуется с данными предыдущих исследований (рис. 5).

По сведениям А. В. Буслова с соавторами [2004], основное икрометание минтая происходит в каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов: на 5 % обследованной площади сосредоточено около 35 % всей учтённой икры. Н. П. Сергеева [2019] указывает, что в Кроноцком заливе ведущую роль в воспроизводстве играет глубоководный нерест.

По нашим данным, в 2007 и 2010–2011 гг. в каньонах учитывали в среднем 60,5 % всей икры минтая, при этом 44,4 % регистрировали в Северном каньоне, который можно считать центром воспроизводства рыб восточнокамчатской популяции (табл. 1).

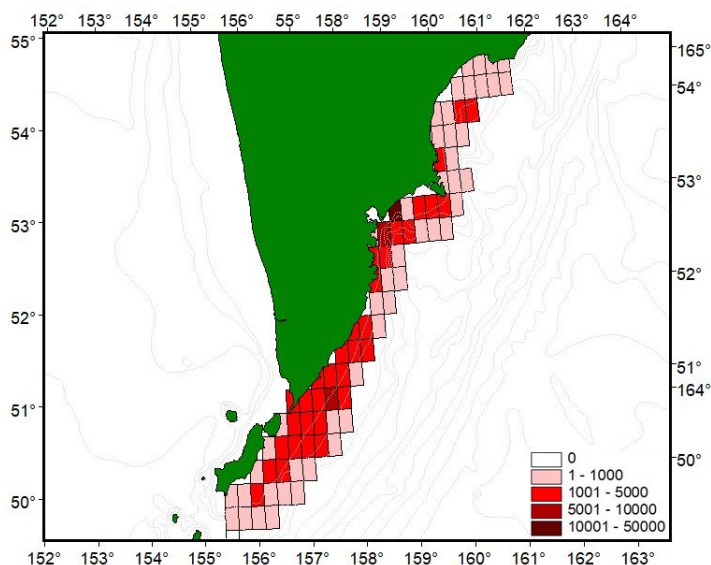


Рис. 5. Среднеголетняя схема распределения общего количества икры минтая (шт.·м⁻²) в тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатке и северным Курильским островам

Fig. 5. Mean annual distribution of the total number of pollock eggs (pcs·m⁻²) in Pacific waters adjacent to Kamchatka and the northern Kuril Islands

Таблица 1. Вклад (%) глубоководного нереста в воспроизводство минтая в тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатке и северным Курильским островам, по годам

Table 1. Contribution (%) of deep-water spawning to pollock reproduction in Pacific waters adjacent to Kamchatka and the northern Kuril Islands by years

Каньон	2007 г.	2010 г.	2011 г.	Среднее
Авачинский залив				
Северный	39,7	37,7	55,9	44,4
Центральный	14,5	11,4	8,5	11,5
Южный	5,0	1,1	3,5	3,2
Итого	59,2	50,2	67,9	59,1
Кроноцкий залив				
Жупановский	0,1	0,0	0,0	+
Кроноцкий	2,8	1,2	0,1	1,4
Долина Ольга	0,0	0,1	0,0	+
Итого	2,9	1,3	0,1	1,5
Всего	62,1	51,4	68,0	60,5

Примечание: + — менее 0,1 %.

Note: +, less than 0.1%.

Таким образом, новые данные об относительной значимости глубоководного нереста минтая превосходят приведённые ранее в литературных источниках [Буслов и др., 2004]. Что касается Кроноцкого залива, то очевидно, что нерест в каньонах, прежде всего в центральной его части, только в периоды низкого уровня запасов может быть существенным; в остальные годы преобладает воспроизводство на шельфе.

По данным тех же авторов, при увеличении нерестового запаса масштабы воспроизводства на шельфе возрастают. Рассматриваемый нами временной интервал пришёлся на период высокого уровня запасов [Варкентин и др., 2024]. Очевидно, что в периоды низкого

запаса относительная значимость этого типа икрометания возрастает. Так, по результатам ихтиопланктонной съёмки 2000 г., когда нерестовый запас находился на низком уровне, максимальные скопления икры были зафиксированы в основном в каньонах Авачинского залива [Буслов, Тепнин, 2002]. Косвенно это подтверждают и приведённые выше результаты наблюдений в промысловом рейсе в 1997 г., который также относится к периоду низкого запаса.

О важности вклада глубоководного нереста в общий репродуктивный потенциал восточнокамчатской популяции минтая говорит и следующий факт. До 2002 г. правилами рыболовства для Дальневосточного рыбохозяйственного бассейна районы и сроки промысла этого вида в тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатке и северным Курильским островам, не регламентировались. Добыча велась в основном в зимне-весенний период в каньонах, где, как показано выше на примере 1997 г., эффективность лова была очень высокой. Как следствие, естественное снижение запасов восточнокамчатского минтая из-за отсутствия на протяжении ряда лет урожайных поколений на фоне селективного промыслового изъятия производителей в основных центрах воспроизводства, каньонах Авачинского и Кроноцкого заливов, привело к тому, что к началу XXI в. ресурсы этой популяции достигли минимального за весь период наблюдений уровня — немногим более 500 тыс. т. Таким образом, подтверждается мнение В. П. Шунтова с соавторами [1993], что промысел на нерестилищах отрицательно отражается на процессе размножения. Негативные тенденции в состоянии запасов восточнокамчатского минтая послужили причиной введения запрета на его специализированный промысел в Авачинском и Кроноцком заливах в период нереста. Во многом благодаря данной мере за время с 2003 г. ресурсы этой группировки постепенно восстановились, и на протяжении последних 15 лет они находятся на относительно высоком и стабильном уровне [Варкентин и др., 2024].

Сроки и интенсивность воспроизводства минтая в каньонах Авачинского залива. В среднемноголетнем аспекте в Авачинском заливе нерест минтая происходит в марте — начале мая с пиком в первой половине апреля [Буслов, Тепнин, 2002; Буслов и др., 2004; Ильин, Саушкина, 2022; Ильин, Сергеева, 2014]. При этом в Северном каньоне максимум воспроизводства отмечается на неделю раньше, чем в Центральном и Южном каньонах. В Кроноцком заливе первые нерестящиеся особи регистрируются в феврале, разгар икрометания наблюдается в последней пятитидневке апреля, а завершается размножение к середине мая [Сергеева, 2019]. У Юго-Восточной Камчатки и северных Курильских островов воспроизводство начинается в марте и заканчивается в июне [Буслов, Тепнин, 2007], а массовый нерест происходит в конце апреля. В среднемноголетнем аспекте разгар икрометания для всей популяции восточнокамчатского минтая регистрируют в третьей декаде апреля [Антонов, Золотов, 1987].

Ранее А. В. Бусловым с соавторами [2004] было высказано предположение, что в межгодовом плане сроки нереста в каньонах варьируют незначительно, так как условия обитания в них относительно стабильны. Более поздними исследованиями было показано, что это далеко не так. В частности, установлено, что в период с 2003 по 2018 г. сроки начала, пика и завершения массового икрометания минтая в каньонах различались весьма существенно (табл. 2). По среднемноголетним данным, в Южном каньоне начало нереста пришлось на 20 марта, пик — на 8 апреля, завершение — на 28 апреля; в Центральном — на 19 марта, 8 апреля и 28 апреля соответственно; в Северном — на 27 марта, 2 апреля и 17 апреля [Ильин, Саушкина, 2022; Ильин, Сергеева, 2014]. Средняя продолжительность икрометания в первых двух каньонах составляет 39 сут, а в третьем — 33 сут. В Северном каньоне массовый нерест минтая, как правило, протекает раньше примерно на неделю, чем в Южном и Центральном.

Результаты исследований, проведённых в Северном каньоне в 2020 и 2022–2024 гг., в целом подтвердили представления о сроках икрометания минтая в нём (см. табл. 2).

Таблица 2. Характеристика икрометания минтая в каньонах Авачинского залива**Table 2.** Characteristics of pollock spawning in the canyons of the Avacha Bay

Год	P, тыс. шт.·м ⁻²	a, сут	σ	Сроки и продолжительность массового икрометания			
				Начало	Пик	Конец	Продолжительность, сут
Южный каньон							
2003	79,020	103,190	6,290	24 марта	12 апреля	01 мая	38
2008	111,380	96,404	6,668	16 марта	05 апреля	25 апреля	40
2009	31,420	92,684	7,060	12 марта	02 апреля	23 апреля	42
2010	83,220	101,874	4,407	29 марта	11 апреля	24 апреля	26
2012	19,980	105,796	9,798	16 марта	15 апреля	14 мая	59
2013	9,270	106,485	8,126	22 марта	15 апреля	10 мая	49
2014	8,000	104,249	5,711	27 марта	13 апреля	30 апреля	34
2016	16,430	108,306	3,717	06 апреля	17 апреля	28 апреля	22
2017	7,200	91,170	7,343	19 марта	31 марта	22 апреля	44
2018	11,030	82,339	6,659	02 марта	22 марта	11 апреля	40
Среднее	37,695	99,250	6,578	20 марта	08 апреля	28 апреля	39
Центральный каньон							
2003	394,180	100,496	5,159	25 марта	09 апреля	25 апреля	31
2008	612,970	98,008	5,687	21 марта	07 апреля	24 апреля	34
2009	151,150	89,803	8,235	05 марта	30 апреля	24 апреля	49
2010	240,950	97,657	8,150	13 марта	07 апреля	01 мая	49
2012	165,070	108,595	6,184	30 марта	16 апреля	06 мая	37
2013	53,980	107,626	9,409	19 марта	17 апреля	15 мая	56
2014	36,420	104,056	5,278	28 марта	13 апреля	29 апреля	32
2016	16,490	105,949	6,901	25 марта	15 апреля	06 мая	41
2017	167,140	92,334	5,000	17 марта	01 апреля	16 апреля	30
2018	7,220	84,595	5,674	08 марта	25 марта	11 апреля	34
Среднее	184,557	98,912	6,568	19 марта	08 апреля	28 апреля	39
Северный каньон							
2003	463,540	96,419	4,764	22 марта	05 апреля	20 апреля	29
2008	711,960	87,549	7,953	04 марта	28 марта	20 апреля	48
2009	1359,820	86,243	3,033	17 марта	26 марта	04 апреля	18
2010	2520,670	89,674	4,394	16 марта	30 марта	12 апреля	26
2012	493,570	96,706	9,064	10 марта	06 апреля	03 мая	54
2013	582,700	97,480	5,788	20 марта	06 апреля	24 апреля	35
2014	651,230	100,183	7,649	17 марта	09 апреля	02 мая	46
2016	1066,530	88,328	8,476	03 марта	28 марта	23 апреля	51
2017	271,140	85,068	2,141	19 марта	25 марта	31 марта	13
2018	755,740	87,706	2,442	20 марта	28 марта	04 апреля	15
2020	1325,496	89,520	6,178	11 марта	30 марта	17 апреля	37
2022	133,221	89,744	6,158	11 марта	30 марта	17 апреля	37
2023	304,228	93,625	7,661	11 марта	03 апреля	26 апреля	46
2024	342,712	95,104	9,184	08 марта	04 апреля	02 мая	55
Среднее	784,468	91,668	6,063	13 марта	01 апреля	19 апреля	36

Примечание: P — общая продукция икры за сезон (на всех стадиях); a — день пика нереста (в сутках от начала календарного года); σ — параметр, характеризующий продолжительность нереста. По правилу трёх сигм, 99,73 % общей продукции икры приходится на интервал времени от a – 3σ до a + 3σ.

Note: P, total production of eggs during the season (at all stages); a, day of spawning peak (in days from the beginning of the calendar year); σ, parameter characterizing the duration of spawning. According to the three-sigma rule, 99.73% of the total production of eggs occurs in the time interval from a – 3σ to a + 3σ.

Во все рассмотренные годы продукция икры *G. chalcogrammus* в Северном каньоне многократно превосходила таковую в Южном и Центральном каньонах, что подтверждает его исключительную роль в воспроизводстве восточнокамчатского минтая.

Представляет несомненный интерес анализ возможных причин межгодовых различий в сроках массового икрометания минтая в каньонах Авачинского залива. Ранее Д. Я. Саушкина с соавторами [2023] на примере 2014 и 2017 гг. по результатам ихтиопланктонных и гидрологических исследований, выполненных в одни и те же сроки (в начале апреля), проанализировали термические условия в Северном каньоне. Установлено: в 2014 г. мощность ХПС была максимальной, при этом температура в нём отличалась от таковой 2017 г. более чем на 1 °С, что говорит о разных условиях предшествующего осенне-зимнего сезона. Слой скачка параметров в 2014 г. начинался на уровне 350 м, а в 2017 г. — на уровне 300 м, то есть во втором случае отмечен подъём вод ТПС. Вывод об аномальном подъёме ТПС в 2017 г. подтверждает и очень низкое содержание кислорода на глубинах более 300 м, что отличает эти воды от слоёв, расположенных выше.

В 2017 г. к началу апреля интенсивность нереста *G. chalcogrammus* была выше, чем в 2014 г. На это указывало, в частности, существенно большее количество учтённой икры. Кроме того, в 2017 г. в уловах было значительно больше икры на поздних стадиях развития. В целом данные свидетельствуют о более раннем нересте минтая в 2017 г., чем в 2014 г., что подтверждают и результаты модельных расчётов (см. табл. 2). Первый год относится к «тёплым», а второй — к «холодным».

Учитывая вышеизложенное, допустили, что при более высоких значениях температуры воды икрометание минтая в каньонах протекает раньше, чем при более низких. Подобная закономерность была показана А. И. Варкентином с соавторами [2001] на примере минтая у Западной Камчатки. В результате проведённого корреляционного анализа установлена невысокая и недостоверная отрицательная зависимость дня пика нереста минтая (дня от начала календарного года) в Северном каньоне от средневзвешенной к общему количеству икры минтая температуры воды в слое 300–500 м за нерестовый сезон в 2008–2010, 2012–2014, 2017 и 2020–2024 гг. ($r = -0,44$; $p > 0,05$) (рис. 6А). Обращает на себя внимание следующий факт: при относительно небольшом размахе колебаний средней температуры воды в каньоне (до 2,42 °С) различия в сроках нереста даже в смежные годы могут быть значительными (более 10 дней). По нашему мнению, на сроки воспроизводства минтая в каньонах также оказывают влияние термические условия в акватории, прилегающей к глубоководным каньонам. Так, установлена довольно высокая отрицательная, но тоже недостоверная связь между днём разгара икрометания и средней придонной температурой воды на шельфе Авачинского залива в период выполнения ихтиопланктонных съёмки ($r = -0,57$; $p > 0,05$) (рис. 6Б).

Выполненный множественный корреляционный анализ показал высокую и значимую отрицательную зависимость ($r = -0,86$; $p < 0,05$) дня пика нереста в каньонах от обоих рассматриваемых параметров. Можно предположить, что более суровые, отличающиеся по годам термические условия на шельфе, откуда рыбы мигрируют для размножения в каньоны, и межгодовые различия в температуре воды в основных горизонтах нереста в самих каньонах сказываются на сроках созревания гонад производителей и, как следствие, на сроках массового икрометания рыб. В частности, более позднее созревание гонад минтая в «холодные» годы по сравнению со сроками в «тёплые» в северной части Охотского моря ранее было установлено А. И. Варкентином [2015].

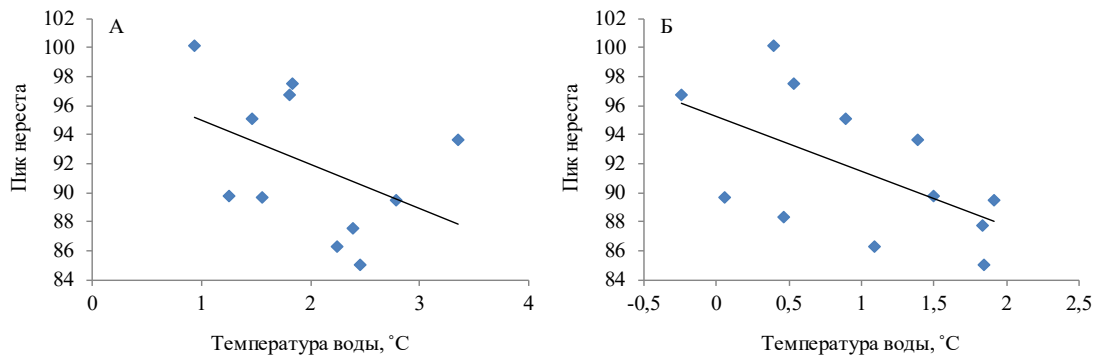


Рис. 6. Зависимость дня пика нереста (день от начала календарного года) от средневзвешенной к общему количеству икры минтая температуры воды в слое 300–500 м (А) за нерестовый сезон в Северном каньоне и средней температуры воды у дна на шельфе Авачинского залива (Б)

Fig. 6. Dependence of the day of spawning peak (day from the beginning of the calendar year) on the weighted mean water temperature in the layer of 300–500 m to total number of pollock eggs (А) for the spawning season in the Severny Canyon and the weighted mean near-bottom water temperature on the Avacha Bay shelf (Б)

Горизонты нереста минтая в глубоководных каньонах Авачинского залива. Традиционно при отсутствии натуральных данных о распределении производителей с текучими половыми продуктами районы икрOMETания минтая устанавливают по распределению икры на I стадии развития по шкале Т. С. Расса [1933]. По информации А. В. Буслова и О. Б. Тепнина [2002], при послонном облове, выполненном в третьей декаде апреля 2000 г. в Северном каньоне, наибольшие уловы икры на этой стадии отмечены в слое 400–500 м, где по показаниям акустических приборов фиксировали скопления производителей. Авторы предположили, что в этом слое сформировались оптимальные условия для нереста — температура +2,9 °C и солёность 33,9 ‰. При бóльших и меньших значениях указанных показателей масштабы икрOMETания резко снижались.

При общей продолжительности эмбриогенеза 20–40 сут длительность I стадии составляет 4–7 сут. За это время икра под влиянием различных динамических факторов, в том числе под влиянием внутренних волн [Коник и др., 2024а; Тепнин, 2022], может переноситься на значительные расстояния. По мнению Д. Я. Саушкиной с соавторами [2023], использование для определения возраста эмбрионов минтая шкалы N. Naplin и С. Obenchain [1980], адаптированной для этого вида D. Blood с соавторами [1994], даёт более достоверное представление о распределении икры начальной стадии и, соответственно, о районах и глубинах нереста, поскольку продолжительность стадии 1 по этой шкале при температуре +2 °C составляет всего около 3 ч [Blood, 2002].

По нашим данным, в Северном каньоне в начале апреля 2017 и 2022–2024 гг. в сроки, близкие к пику нереста, икра минтая на стадии развития 1 встречалась в пробах на глубинах более 300 м; максимальные скопления в 2022–2024 гг. обнаружены в слое 300–400 м, в 2017 г. — в слое 400–550 м (рис. 7А). Предположительно, в зависимости от складывающихся в каньонах условий горизонты нереста могут меняться в межгодовом аспекте. В целом полученные данные хорошо согласуются с представленными выше результатами натуральных наблюдений, выполненных в этом каньоне весной 1997 г. Средневзвешенная к количеству икры температура воды не превышала +1,78 °C, а солёность — 33,0 ‰, что ниже значений, приводимых А. В. Бусловым и О. Б. Тепниным [2002]. Возможно, это связано с тем, что указанные авторы определяли горизонты нереста по концентрациям икры на I стадии развития по шкале Т. С. Расса [1933], которая за 4–7 сут уже могла перераспределиться.

В Южном каньоне послонные обловы были выполнены только один раз — в середине апреля 2013 г. Нерест к этому времени уже шёл на спад, икры начальных стадий было немного: на стадии 1 поймано всего 2 икринки в слое 200–300 м.

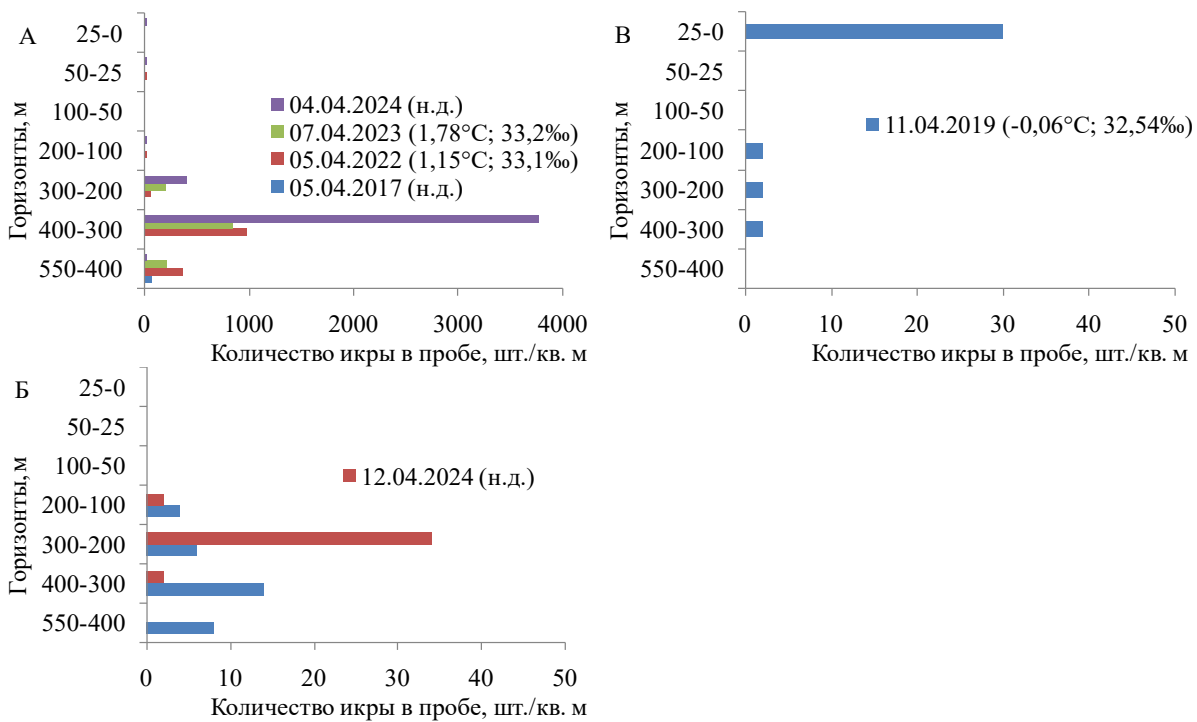


Рис. 7. Межгодовая динамика распределения учтённой икры минтая на стадии развития 1 по шкале N. Naplin и C. Obenchain [1980], адаптированной для минтая D. Blood с соавторами [1994], по стандартным горизонтам в Северном каньоне (А), Центральном каньоне (Б) и в каньоне Долина Ольга (В) (в скобках указаны средневзвешенные к количеству икры температура и солёность воды)

Fig. 7. Interannual dynamics of distribution of recorded pollock eggs at the developmental stage 1 according to the scale of N. Naplin and C. Obenchain [1980], adapted for pollock by D. Blood *et al.* [1994], by standard horizons in the Severnyy Canyon (A), the Tsentralnyy Canyon (B), and the Olga Valley Canyon (B) (weighted mean water temperature and salinity to the number of eggs are given in brackets)

В Центральном каньоне примерно в те же сроки в 2013 и 2024 гг. нерест минтая также уже завершился, тем не менее в обловах встречалась икра начальной стадии, а наибольшие её концентрации были отмечены в диапазоне глубин 200–400 м (рис. 7Б). В 2013 г. икрометание протекало при средневзвешенной температуре воды $+2,86\text{ }^{\circ}\text{C}$ и солёности $32,54\text{ }‰$.

В Кроноцком заливе послонные обловы один раз выполнены в каньоне Кроноцкий и один раз — в каньоне Долина Ольга. В первом случае исследования проведены в конце апреля. Нерест тогда уже фактически завершился, доминировали эмбрионы на поздних стадиях развития. Во втором случае обловы пришлось на сроки, близкие к пику воспроизводства. Икра минтая на стадии развития 1 отмечена в слое 0–25 и 100–400 м, при этом наибольшее количество учтено в верхних горизонтах при отрицательной температуре воды (рис. 7В). С чем связано такое распределение икры, пока неясно; требуется проведение дополнительных исследований.

На примере 2024 г. проанализирована также сезонная динамика распределения икры минтая на стадии развития 1 в Северном каньоне. Видно, что интенсивность нереста постепенно нарастала и в первой декаде апреля (4 апреля по модельным расчётам, см. табл. 2) достигла своего апогея (рис. 8). Эмбрионы встречались в пробах практически во всех горизонтах, но максимальное количество было учтено 23 марта и 9 апреля в слое воды 400–550 м, 29 марта и 4 апреля — в слое 300–400 м, а 21 и 27 апреля — в слое 200–300 м. Средневзвешенная к количеству икры температура воды не превышала $+1,48\text{ }^{\circ}\text{C}$, а солёность — $33,00\text{ }‰$. Какой-либо связи горизонтов нереста с условиями среды установить не удалось.

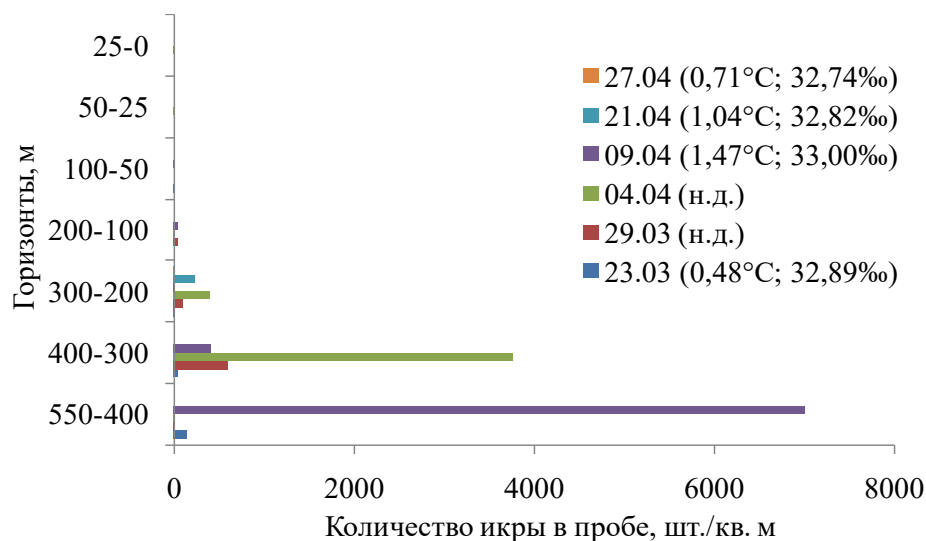


Рис. 8. Сезонная динамика распределения учтённой икры минтая на стадии развития 1 по шкале N. Naplin и C. Obenchain [1980], адаптированной для минтая D. Blood с соавторами [1994], по стандартным горизонтам в Северном каньоне весной 2024 г. (в скобках указаны средневзвешенные к количеству икры температура и солёность воды)

Fig. 8. Seasonal dynamics of distribution of counted pollock eggs at developmental stage 1 according to the scale of N. Naplin and C. Obenchain [1980], adapted for pollock by D. Blood *et al.* [1994], by standard horizons in the Severny Canyon in spring 2024 (weighted mean water temperature and salinity to the number of eggs are given in brackets)

В контексте вышеизложенного уместно отметить, что минтай обитает в широком термическом диапазоне. Нижний предел его встречаемости близок к крайним отрицательным значениям температуры морской воды, а верхний составляет $+12...+14$ °C [Шунтов и др., 1993]. При этом в суровых северных районах оптимальный диапазон сдвинут в сторону более низких температур ($-1...+4$ °C), чем в более южных районах ($+0,5...+5$ °C). При хорошо известной вертикальной стратификации вод в пределах ареала минтай имеет возможность выбирать слои с требуемой температурой. В этой связи и полученные нами значения, и результаты А. В. Буслова и О. Б. Тепнина [2002] соответствуют температурному оптимуму. Можно предположить, что на конкретные горизонты нереста в каньонах влияют и другие, пока не исследованные причины, вероятно связанные с приливной динамикой.

Заключение. Обобщение многолетних данных наблюдений показывает, что термические условия в каньонах Авачинского залива значительно изменяются как в межгодовом масштабе, так и на меньших интервалах времени. Наиболее уверенно по результатам учащённых измерений идентифицируются колебания с периодом в десятки часов. Природа этих волн в настоящее время точно не установлена, но высказаны предположения об их приливной генерации с усилением из-за сложного рельефа местности и из-за возможной подпитки от вихревых образований Камчатского течения. По этой причине межгодовое сравнение данных натуральных наблюдений за термическим режимом в глубоководных каньонах заливов восточного побережья Камчатки затруднено. Для частичного решения проблемы была предложена статистическая классификация уровня энтальпии вод района (по данным натуральных наблюдений на всех станциях стандартной ихтиопланктонной съёмки) на основе сравнения с материалами дистанционного наблюдения за уровнем охлаждения вод юго-западной части Берингова моря для предшествующего осенне-зимнего сезона. Согласно ей, к «холодным» годам можно отнести 2006, 2008–2010, 2013 и 2024 гг., к «нормальным» — 2004, 2005, 2007, 2011, 2014, 2020 и 2025 гг., к «тёплым» — 2003, 2015–2017 и 2023 гг., к «экстремально тёплым» — 2018, 2019, 2021 и 2022 гг.

На примере 1997 г. показано, что икрометание минтая в Авачинском и Кроноцком заливах происходило в основном в глубоководных каньонах. Сроки массового нереста этого вида в каньонах Авачинского залива различались. В Северном каньоне он имел место примерно на неделю раньше, чем в других районах, — в первой декаде апреля. В Центральном и Южном каньонах разгар икрометания пришёлся на вторую декаду апреля. Нерестовым концентрациям в каньонах была присуща вертикальная структура: самцы располагались глубже самок.

В 2007 и 2010–2011 гг. в каньонах учитывали в среднем 60,5 % всей икры минтая восточнокамчатской популяции, при этом 44,4 % регистрировали в Северном каньоне, который можно считать центром воспроизводства рыб этой группировки.

По среднесноголетним данным, в Южном каньоне нерест минтая начинается 20 марта, его разгар приходится на 8 апреля, а завершается икрометание 28 апреля. Даты для Центрального каньона — 19 марта, 8 апреля и 28 апреля соответственно; для Северного — 13 марта, 1 апреля и 19 апреля. В первых двух каньонах средняя продолжительность икрометания составляет 39 сут, в третьем — 36 сут. В Северном каньоне массовый нерест минтая, как правило, протекает раньше примерно на неделю, чем в Южном и Центральном. Сроки массового икрометания в каньонах варьируют по годам в зависимости от термических условий. В частности, для Северного каньона установлена высокая и достоверная отрицательная связь между днём пика нереста и средневзвешенной к общему количеству икры минтая температурой воды в слое 300–500 м, а также средней температурой воды у дна на шельфе Авачинского залива в период выполнения ихтиопланктонных съёмов.

В Северном каньоне в начале апреля 2017 и 2022–2024 гг., в сроки, близкие к пику нереста, икра минтая на стадии развития 1 встречалась в пробах на глубинах более 300 м. Максимальные скопления в 2022–2024 гг. обнаружены в слое 300–400 м, в 2017 г. — в слое 400–550 м. Средневзвешенная к количеству икры температура воды не превышала +1,78 °С, а солёность — 33,0 ‰. В Центральном каньоне в середине апреля 2013 и 2024 гг. наибольшие концентрации икры начальной стадии отмечены в диапазоне глубин 200–400 м. Икрометание протекало при средневзвешенной температуре воды +2,86 °С и солёности 32,54 ‰. В Кроноцком заливе, в каньоне Долина Ольга, икра минтая на стадии развития 1 отмечена в слое 0–25 и 100–400 м, при этом наибольшее количество учтено в верхних горизонтах при отрицательной температуре воды.

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда, грант № 23-17-00174 (<https://rscf.ru/project/23-17-00174>).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Антонов Н. П. *Биология и динамика численности восточнокамчатского минтая* : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.10 / Институт биологии моря. Владивосток, 1991. 23 с. [Antonov N. P. *Biologiya i dinamika chislennosti vostochnokamchatskogo mintaya* : avtoref. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.10 / Institut biologii morya. Vladivostok, 1991, 23 p. (in Russ.)]
2. Антонов Н. П., Золотов О. Г. Особенности размножения восточнокамчатского минтая // *Популяционная структура, динамика численности и экология минтая* : сборник научных трудов / Тихоокеанский НИИ морского рыбного хозяйства и океанографии. Владивосток : ТИНРО, 1987. С. 123–132. [Antonov N. P., Zolotov O. G. Peculiarities of Alaska pollock reproduction in south-eastern Kamchatka waters. In: *Populyatsionnaya struktura, dinamika chislennosti i ekologiya mintaya*. Vladivostok : TINRO, 1987, pp. 123–132. (in Russ.)]
3. Балькин П. А. Некоторые особенности экологии размножения минтая *Theragra chalcogramma* // *Вопросы ихтиологии*. 1997. Т. 37, вып. 2. С. 265–269. [Balykin P. A. Some peculiarities in reproductive ecology of the wall-eye pollock *Theragra chalcogramma*. *Voprosy ikhtiologii*, 1997, vol. 37, no. 2, pp. 265–269. (in Russ.)]

4. Балыкин П. А., Варкентин А. И. Интерпретация данных ихтиопланктонных съёмок для оценки нерестового запаса минтая // *Методические аспекты исследований рыб морей Дальнего Востока*. Москва : Изд-во ВНИРО, 2006. С. 159–165. (Труды Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии ; т. 146). [Balykin P. A., Varkentin A. I. Interpretation of ichthyoplankton survey data for the assessment of the spawning stock of pollock. In: *Fish Species of the Far Eastern Seas: Techniques of Research*. Moscow : VNIRO Publishing, 2006, pp. 159–165. (Proceedings of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography ; vol. 146). (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/timgmr>
5. Балыкин П. А., Сергеева Н. П., Балыкина Н. В. Зимне-весенний ихтиопланктон восточной части Охотского моря // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2002. Вып. 6. С. 27–32. [Balykin P. A., Sergeeva N. P., Balykina N. V. Winter/spring ichthyoplankton in the east part of the Sea of Okhotsk. *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana*, 2002, iss. 6, pp. 27–32. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/uywuda>
6. Балыкин П. А., Тепнин О. Б. Динамика вод и нерест минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) (Gadidae) у Восточной Камчатки // *Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб Камчатского шельфа*. 1998. Вып. 4. С. 7–14. [Balykin P. A., Tepnin O. B. Dinamika vod i nerest mintaya *Theragra chalcogramma* (Pallas) (Gadidae) u Vostochnoi Kamchatki. *Issledovaniya biologii i dinamiki chislennosti promyslovykh ryb Kamchatskogo shel'fa*, 1998, iss. 4. pp. 7–14. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/uznhaa>
7. 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. [Bulatov O. A. The eggs and larvae of Alaska pollock in the eastern Bering Sea. In: *Populyatsionnaya struktura, dinamika chislennosti i ekologiya mintaya*. Vladivostok : TINRO, 1987, pp. 100–114. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/dkfqsh>
8. Буслов А. В. Минтай восточного побережья Камчатки: современное состояние запасов и рекомендации по рациональной эксплуатации // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2008. Т. 152. С. 3–17. [Buslov A. V. Walleye pollock of the eastern Kamchatka coast: Modern state of stock and recommendations for rational exploitation. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2008, vol. 152, pp. 3–17. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/jvuhyx>
9. Буслов А. В., Сергеева Н. П. Эмбриогенез и раннее постэмбриональное развитие тресковых рыб Дальневосточных морей // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2013. Вып. 29. С. 5–69. [Buslov A. V., Sergeeva N. P. Embryogenesis and early postembryonic development of codfishes of the Far Eastern seas. *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana*, 2013, iss. 29, pp. 5–69. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/qsrowh>
10. Буслов А. В., Тепнин О. Б. Условия нереста и эмбриогенеза минтая *Theragra chalcogramma* (Gadidae) в глубоководных каньонах тихоокеанского побережья Камчатки // *Вопросы ихтиологии*. 2002. Т. 42, № 5. С. 617–625. [Buslov A. V., Tepnin O. B. Spawning and embryogenesis conditions of the walleye pollock *Theragra chalcogramma* (Gadidae) in the deep-water canyons of the Kamchatka's Pacific coast. *Voprosy ikhtologii*, 2002, vol. 42, no. 5, pp. 617–625. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/borckh>
11. Буслов А. В., Тепнин О. Б. Характеристика нереста минтая у северных Курильских островов и юго-восточной оконечности Камчатки // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2007. № 9. С. 235–245. [Buslov A. V., Tepnin O. B. Characteristics of walleye pollock spawn near the northern Kurile Islands and the southeast extremity of Kamchatka. *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnou chasti Tikhogo okeana*, 2007, no. 9, pp. 235–245. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/jmetct>
12. Буслов А. В., Тепнин О. Б., Дубинина А. Ю. Весенний ихтиопланктон в районе

- глубоководных каньонов Авачинского залива (Восточная Камчатка) // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2006. Т. 144. С. 226–246. [Buslov A. V., Tepnin O. B., Dubinina A. Yu. Spring ichthyoplankton in the area of deep-water canyons in the Avachinsky Bay (East Kamchatka). *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2006, vol. 144, pp. 226–246. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/hyzcxx>
13. Буслов А. В., Тепнин О. Б., Дубинина А. Ю. Особенности экологии нереста и эмбриогенеза восточнокамчатского минтая // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2004. Т. 138. С. 282–298. [Buslov A. V., Tepnin O. B., Dubinina A. Yu. Some features of spawn ecology and embryogenesis of the East Kamchatka wall-eye pollock. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2004, vol. 138, pp. 282–298. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/hpmoyh>
14. Ванин Н. С. Термическая структура вод в северо-западной части Тихого океана и роль ветра и адвекции в её формировании // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2017. Т. 190. С. 146–158. [Vanin N. S. Thermal water structure in the North-West Pacific and role of wind forcing and advection in its forming. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2017, vol. 190, pp. 146–158. (in Russ.)]. <http://doi.org/10.26428/1606-9919-2017-190-146-158>
15. Варкентин А. И. Сезонная динамика зрелости гонад и показателей упитанности минтая (*Theragra chalcogramma*) в северной части Охотского моря // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2015. Т. 180. С. 77–92. [Varkentin A. I. Seasonal dynamics of gonads maturity and indices of body condition for walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the northern part of the Okhotsk Sea. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2015, vol. 180, pp. 77–92. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/tueryp>
16. Варкентин А. И., Буслов А. В., Тепнин О. Б. Некоторые особенности нереста и распределения икры минтая в водах Западной Камчатки // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2001. Т. 128-1. С. 177–187. [Varkentin A. I., Buslov A. V., Tepnin O. B. Some peculiarities of pollock spawning and eggs distribution off Western Kamchatka. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2001, vol. 128-1, pp. 177–187. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/ibxean>
17. Варкентин А. И., Саушкина Д. Я. О некоторых вопросах воспроизводства минтая в тихоокеанских водах, прилегающих к Камчатке и северным Курильским островам в 2013–2022 гг. // *Труды Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2022. Т. 189. С. 105–119. [Varkentin A. I., Saushkina D. Y. Some issues of walleye pollock reproduction in the pacific waters adjacent to the Kamchatka peninsula and the northern Kuril Islands in 2013–2022. *Trudy Vserossiiskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2022, vol. 189, pp. 105–119. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2022-189-105-119>
18. Варкентин А. И., Тепнин О. Б., Саушкина Д. Я., Зимин А. В., Свергун Е. И. Урожайность поколений восточнокамчатского минтая и некоторые причины, её обуславливающие // *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей* : материалы XXV Всероссийской научной конференции, посвящённой 130-летию со дня рождения выдающегося российского исследователя ихтиофауны Дальнего Востока, д. б. н. Г. У. Линдберга, Петропавловск-Камчатский, 14–15 ноября 2024 г. Петропавловск-Камчатский ; Москва : Изд-во Центра охраны дикой природы, 2024. С. 206–212. [Varkentin A. I., Tepnin O. B., Saushkina D. Y., Zimin A. V., Svergun E. I. Yield of East Kamchatka pollock generations and some of the reasons for it. In: *Conservation of Biodiversity of Kamchatka and Coastal Waters* : materials of the XXV All-Russian scientific conference, dedicated of the 130th anniversary

- of the birth of the outstanding Russian researcher of the ichthyofauna of the Far East, Doctor of Biological Sciences G. U. Lindberg. Petropavlovsk-Kamchatsky ; Moscow : BCC Press, 2024, pp. 206–212. (in Russ.]. <https://doi.org/10.53657/kbpgi041.2024.43.18.035>
19. Давыдов И. В., Куцых А. Г. Температура ядра холодного промежуточного слоя как прогностический показатель термического состояния вод, прилегающих к Камчатке // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 1968. Т. 64. С. 301–308. [Davidov I. V., Kutsykh A. G. Temperature of the cold intermediate stratum as a forecasting indicator of thermic conditions off the Kamchatka coast. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 1968, vol. 64, pp. 301–308. (in Russ.)]
 20. Елисеева И. И., Юзбашев М. М. *Общая теория статистики : учебник для студентов высших учебных заведений / под ред. И. И. Елисеевой ; 5-е изд., перераб. и доп.* Москва : Финансы и статистика, 2008. 654 с. [Eliseeva I. I., Yuzbashiev M. M. *Obshchaya teoriya statistiki : uchebnyk dlya studentov vysshikh uchebnykh zavedenii / I. I. Eliseeva (Ed) ; 5th edition.* Moscow : Finansy i statistika, 2008, 654 p. (in Russ.)]
 21. Золотов О. Г., Антонов Н. П. О популяционной структуре восточнокамчатского минтая // *Тресковые дальневосточных морей*. Владивосток : ТИНРО, 1986. С. 43–50. [Zolotov O. G., Antonov N. P. On the population structure of the East-Kamchatkan pollock. In: *Treskovyye dal'nevostochnykh morei*. Vladivostok : TINRO, 1986, pp. 43–50. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/yuayup>
 22. Золотов О. Г., Качина Т. Ф., Сергеева Н. П. Оценка запасов восточноокеанского минтая // *Популяционная структура, динамика численности и экология минтая*. Владивосток : ТИНРО, 1987. С. 65–73. [Zolotov O. G., Kachina T. F., Sergeeva N. P. Assessment of Alaska pollock stock in the eastern Okhotsk Sea. In: *Populyatsionnaya struktura, dinamika chislennosti i ekologiya mintaya*. Vladivostok : TINRO, 1987, pp. 65–73. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/cjicz>
 23. Ильин О. И. О применении фильтров Калмана в когортных моделях // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2022. Т. 202, № 3. С. 601–622. [Ilin O. I. On application of Kalman filters in cohort models. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2022, vol. 202, no. 3, pp. 601–622. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2022-202-601-622>
 24. Ильин О. И., Саушкина Д. Я. К оценке продукции икры минтая (*Gadus chalcogrammus*) в каньонах Авачинского залива // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2022. Вып. 64. С. 80–84. [Ilyin O. I., Saushkina D. Ya. On the estimation of egg production of walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) in the canyons of Avachinsky Gulf. *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana*, 2022, iss. 64, pp. 80–84. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2022.64.80-84>
 25. Ильин О. И., Сергеева Н. П. Оценка убыли и продукции икры минтая (*Theragra chalcogramma*) в каньонах Авачинского залива // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2014. № 34. С. 81–86. [Ilin O. I., Sergeeva N. P. Estimation of egg losses waste and production of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in the canyons of the Avachinsky Gulf. *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana*, 2014, no. 34, pp. 81–86. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/stahdh>
 26. Ильин О. И., Сергеева Н. П., Варкентин А. И. Оценка запасов и прогнозирование ОДУ восточнокамчатского минтая (*Theragra chalcogramma*) на основе предосторожного подхода // *Труды Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2014. Т. 151. С. 62–74. [Ilin O. I., Sergeeva N. P., Varkentin A. I. East-Kamchatka walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) stock and TAC assessment based on the precautionary approach. *Trudy Vserossiiskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2014, vol. 151, pp. 62–74. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/tfvzut>
 27. Качина Т. Ф., Сергеева Н. П. Методика расчёта

- нерестового запаса восточноохотского минтая // *Рыбное хозяйство*. 1978. № 12. С. 13–14. [Kachina T. F., Sergeeva N. P. Metodika rascheta nerestovogo zapasa vostochnookhotskogo mintaya. *Rybnoe khozyaistvo*, 1987, no. 12, pp. 13–14. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/vtrdfc>
28. Кони́к А. А., Зимин А. В., Атаджанова О. А., Свергун Е. И., Романенков Д. А., Софьи́на Е. В., Варкентин А. И., Тепнин О. Б., Саушкина Д. Я. Внутрисуточная изменчивость вертикальной структуры вод и распределения икры минтая в глубоководных каньонах Авачинского залива: натурный эксперимент в период нереста // *Фундаментальная и прикладная гидрофизика*. 2024а. Т. 17, № 4. С. 77–89. [Konik A. A., Zimin A. V., Atadzhanova O. A., Svergun E. I., Romanenkov D. A., Sofina E. V., Varkentin A. I., Tepnin O. B., Saushkina D. J. Intraday variability of vertical water structure and distributions of walleye pollock eggs in the deep-sea canyons of Avacha Bay: A field experiment during the spawning period. *Fundamental'naya i prikladnaya gidrofizika*, 2024a, vol. 17, no. 4, pp. 77–89. (in Russ.)]. [https://doi.org/10.59887/2073-6673.2024.17\(4\)-6](https://doi.org/10.59887/2073-6673.2024.17(4)-6)
29. Кони́к А. А., Тепнин О. Б., Зимин А. В., Варкентин А. И., Атаджанова О. А., Софьи́на Е. В., Романенков Д. А., Свергун Е. И., Саушкина Д. Я., Роди́кова А. Е. Влияние абиотических факторов на распределение минтая на ранних этапах жизненного цикла на акватории Тихого океана, прилегающей к полуострову Камчатка // *Морские исследования и образование (MARESEDU-2023)* : труды XII Международной научно-практической конференции, Москва, 23–27 октября 2023 года. Тверь : ПолиПРЕСС, 2024b. Т. II (IV). С. 308–312. [Konik A. A., Tepnin O. B., Zimin A. V., Varkentin A. I., Atadzhanova O. A., Sofina E. V., Romanenkov D. A., Svergun E. I., Saushkina D. Ya., Rodikova A. E. The influence of abiotic factors on Alaska pollock distribution at the early stages of the life cycle in the Pacific Ocean adjacent to the Kamchatka Peninsula. In: *Marine Research and Education (MARESEDU-2023)* : XII International conference proceedings, Moscow, 23–27 October, 2023. Tver : PoliPRESS, 2024b, vol. II (IV), pp. 308–312. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/kqlbcu>
30. Лисовенко Л. А. *Размножение рыб с прерывистым оогенезом и порционным нерестом на примере минтая Западной Камчатки*. Москва : ВНИРО, 2000. 111 с. [Lisovenko L. A. *Reproduction of Fishes with Interrupted Oogenesis and Batch Spawning in Walleye Pollock from the Western Kamchatka as an Example*. Moscow : VNIRO, 2000, 111 p. (in Russ.)]
31. Расс Т. С. *Инструкция по сбору и технике количественной обработки икры и мальков морских рыб*. Москва : Изд-во ГОИН, 1933. 24 с. [Rass T. S. *Instruktsiya po sboru i tekhnike kolichestvennoi obrabotki ikry i mal'kov morskikh ryb*. Moscow : Izd-vo GOIN, 1933, 24 p. (in Russ.)]
32. Саушкина Д. Я., Варкентин А. И., Тепнин О. Б. Новые данные об условиях воспроизводства, вертикальном распределении икры минтая в глубоководном каньоне Авачинского залива // *Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса* : материалы XI международной научно-практической конференции молодых учёных и специалистов, Санкт-Петербург, 25–26 сентября 2023 года. Москва : Изд-во ВНИРО, 2023. С. 211–214. [Saushkina D. Ya., Varkentin A. I., Tepnin O. B. Novye dannye ob usloviyakh vosproizvodstva, vertikal'nom raspredelenii ikry mintaya v glubokovodnom kan'one Avachinskogo zaliva. In: *Sovremennye problemy i perspektivy razvitiya rybokhozyaistvennogo kompleksa* : materialy XI mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii molodykh uchenykh i spetsialistov, Sankt Peterburg, 25–26 sentyabrya 2023 goda. Moscow : Izd-vo VNIRO, 2023, pp. 211–214. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/znpjte>
33. Сергеева Н. П. Интенсивность нереста минтая в Кроноцком заливе (Восточная Камчатка) // *Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей* : материалы XX Международной научной конференции, Петропавловск-Камчатский, 12–13 ноября 2019 г. / отв. ред. А. М. Токранов. Петропавловск-Камчатский : Камчатпресс, 2019. С. 177–182. [Sergeeva N. P. Spawning intensity of walleye pollock in Kronotsky Gulf (Eastern Kamchatka). In: *Conservation of Biodiversity of Kamchatka and Coastal Waters* : materials of the XX International scientific conference, Petropavlovsk-Kamchatsky, 12–13 November 2019 / A. M. Tokranov (Ed.). Petropavlovsk-Kamchatsky : Kamchatpress, 2019, pp. 177–182. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/lfgkjl>

34. Серобаба И. И. Экология нереста берингово-морского минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) // *Вопросы ихтиологии*. 1974. Т. 14, вып. 4 (87). С. 635–648. [Serobaba I. I. The spawning ecology of Alaska pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas) in the Bering Sea. *Voprosy ikhtiologii*, 1974, vol. 14, iss. 4 (87), pp. 635–648. (in Russ.)]
35. Степаненко М. А. Нерестовые группировки минтая в восточной части Берингова моря и их функционирование // *Известия Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии*. 2003. Т. 133. С. 67–79. [Stepanenko M. A. Structure and functioning of eastern Bering Sea pollock spawning aggregations. *Izvestiya Tikhookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta rybnogo khozyaistva i okeanografii*, 2003, vol. 133, pp. 67–79. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/icadmt>
36. Тепнин О. Б. Изменчивость гидрологических условий в местах нереста восточнокамчатского минтая (*Gadus chalcogrammus*) в 2012–2022 гг. // *Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана*. 2022. Вып. 66. С. 79–93. [Tepnin O. V. Variability of hydrological conditions at spawning sites of East Kamchatka walleye pollock (*Gadus chalcogrammus*) in 2012–2022. *Issledovaniya vodnykh biologicheskikh resursov Kamchatki i severo-zapadnoi chasti Tikhogo okeana*, 2022, iss. 66, pp. 79–93. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.15853/2072-8212.2022.66.79-93>
37. Шунтов В. П., Волков А. Ф., Темных О. С., Дулепова Е. П. *Минтай в экосистемах дальневосточных морей*. Владивосток : ТИНРО, 1993. 426 с. [Shuntov V. P., Volkov A. F., Temnykh O. S., Dulepova E. P. *Mintai v ehkositemakh dal'nevostochnykh morei*. Vladivostok : TINRO, 1993, 426 p. (in Russ.)]. <https://elibrary.ru/ksrdlc>
38. Baird T. A., Olla B. L. Social and reproductive behavior of a captive group of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*. *Environmental Biology of Fishes*, 1991, vol. 30, iss. 3, pp. 295–301. <https://doi.org/10.1007/bf02028845>
39. Blood D. M. Low-temperature incubation of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) eggs from the southeast Bering Sea shelf and Shelikof Strait, Gulf of Alaska. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2002, vol. 49, iss. 26, pp. 6095–6108. [https://doi.org/10.1016/s0967-0645\(02\)00335-1](https://doi.org/10.1016/s0967-0645(02)00335-1)
40. Blood D. M., Matarese A. C., Yoclavich M. M. Embryonic development of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, from Shelikof Strait, Gulf of Alaska. *Fishery Bulletin*, 1994, vol. 92, no. 2, pp. 207–222.
41. Kim S. Early life history of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, in the Gulf of Alaska. In: *Proceedings of the International Symposium on the Biology and Management of Walleye Pollock*, 14–16 November 1988, Anchorage, Alaska Fairbanks, Alaska, 1989, pp. 117–140. (Alaska Sea Grant Report ; no. 89-1).
42. Miura T., Suga T., Hanawa K. Winter mixed layer and formation of dichothermal water in the Bering Sea. *Journal of Oceanography*, 2002, vol. 58, iss. 6, pp. 815–823. <https://doi.org/10.1023/a:1022871112946>
43. Naplin N. A., Obenchain C. L. A description of eggs and larvae of the snake eel, *Pisodonophis cruentifer* (Ophichthidae). *Bulletin of Marine Science*, 1980, vol. 30, no. 2, pp. 413–423.
44. Rogachev K., Shlyk N., Carmack E. The shedding of mesoscale anticyclonic eddies from the Alaskan Stream and westward transport of warm water. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2007, vol. 54, iss. 23–26, pp. 2643–2656. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.08.017>
45. Sakurai Y. Reproductive characteristics and spawning strategies of walleye pollock, *Theragra chalcogramma*. *Science Reports of Hokkaido Fisheries Experimental Station*, 1993, no. 42, pp. 51–68.
46. Sakurai Y. Reproductive characteristics of walleye pollock with special reference to ovarian development, fecundity and spawning behavior. In: *Proceedings of the International Symposium on the Biology and Management of Walleye Pollock*, 14–16 November 1988, Anchorage, Alaska Fairbanks, Alaska, 1989, pp. 97–115. (Alaska Sea Grant Report ; no. 89-1).
47. Svergun E. I., Zimin A. V. Characteristics of short-period internal waves in the Avacha Bay based on the *in situ* and satellite observations in August–September, 2018. *Physical Oceanography*, 2020, vol. 27, no. 3, pp. 278–289. <https://doi.org/10.22449/1573-160x-2020-3-278-289>

48. Zimin A. V., Romanenkov D. A., Konik A. A., Atadzhanova O. A., Svergun E. I., Varkentin A. I., Tepnin O. B. Multiscale eddies dynamics in the Pacific Ocean adjacent to the Kamchatka Peninsula and the Northern Kuril Islands. *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones of Sea*, 2024, no. 3, pp. 16–35. <https://elibrary.ru/vpbeou>

ECOLOGY OF DEEP-WATER SPAWNING OF EAST KAMCHATKA POLLOCK

A. Varkentin^{1,2}, O. Tepnin^{1,2}, D. Melnik^{1,2}, O. Ilyin¹, A. Zimin^{2,3}, and A. Konik²

¹Kamchatka Branch of “VNIRO” (“KamchatNIRO”), Petropavlovsk-Kamchatsky, Russian Federation

²Shirshov Institute of Oceanology of RAS, Moscow, Russian Federation

³Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russian Federation

E-mail: a.varkentin@kamniro.vniro.ru

The walleye pollock is one of the most widespread fish in the North Pacific and an important object of fishery. Off the coast of Southeastern Kamchatka and the northern Kuril Islands, there is an East Kamchatka population of this species. In 2000–2004 in the area of deep-water canyons of the Avacha Bay (the Severny, Tsentralny, and Yuzhny canyons) and the Kronotsky Bay, the hydrological conditions were studied, and ecology of pollock spawning and its scale were analyzed. In 2022–2024, the research was resumed, and significant changes in the hydrological conditions were revealed, as well as their possible effect on the vertical distribution of pollock eggs. The aim of the work is to summarize all data available on deep-water spawning of East Kamchatka walleye pollock. For the study, we used the results of integrated surveys (those covering ichthyoplankton and hydrological conditions) carried out on a standard grid of stations in April–May 2003–2024, frequent ichthyoplankton surveys in March–May 2003–2024 at reference points in tops of canyons of the Avacha Bay, layer-by-layer surveys in the canyons of the Avacha and Kronotsky bays, and observations during a fishery cruise in March–April 1997. As shown, hydrological conditions in the canyons of the Avacha Bay in spring undergo noticeable changes not only on an interannual scale, but also over time intervals of tens of hours. Short-term fluctuations may be related to tidal water dynamics. In 1997, pollock spawning in the Avacha and Kronotsky bays occurred chiefly in deep-water canyons. In the Severny Canyon, spawning peaked in the first decade of April, while in the Tsentralny and Yuzhny canyons, in the second decade. Spawning concentrations in the canyons featured vertical structure: males occurred deeper than females. In 2007 and 2010–2011, a mean of 60.5% of all eggs of the East Kamchatka pollock population were counted in the canyons, with 44.4% recorded in the Severny Canyon. It was confirmed that the timing of mass spawning in deep-water canyons varies from year to year depending on thermal conditions. For the Severny Canyon, we revealed a reliable negative relationship between the calendar day of spawning peak and the weighted mean water temperature in the layer of 300–500 m to the total number of pollock eggs and the weighted mean near-bottom water temperature on the Avacha Bay shelf during ichthyoplankton surveys. It was found that pollock spawning horizons in deep-water canyons of the Avacha Bay, determined by the distribution of eggs at the I stage of development (age of 3 h), change in interannual and seasonal aspects.

Keywords: walleye pollock *Gadus chalcogrammus*, Pacific Ocean, deep-water canyons, spawning, eggs, developmental stages, temperature, salinity, internal waves