

УДК 597.556.35–148.85(265.51)

**О.А. Мазникова¹, П.К. Афанасьев¹, А.М. Орлов^{1, 2, 3, 4},
Р.Н. Новиков⁵, П.О. Емелин^{6*}**

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии,
107140, г. Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17;

² Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
119071, г. Москва, Ленинский проспект, 33;

³ Дагестанский государственный университет,
367008, рес. Дагестан, г. Махачкала, ул. Батырая, 4;

⁴ Томский государственный университет,
634050, г. Томск, ул. Ленина, 36;

⁵ Камчатский институт рыбного хозяйства и океанографии,
683000, г. Петропавловск-Камчатский, ул. Набережная, 18;

⁶ Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ФОРМЫ ОТОЛИТОВ,
ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
И РАЗМЕРНЫЙ СОСТАВ ЧЕРНОГО ПАЛТУСА
REINHARDTIUS HIPPOGLOSSOIDES MATSUURAE
В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ БЕРИНГОВА МОРЯ**

На основании материалов, собранных в Беринговом море: в западной части в водах России (в 2005–2015 гг.) и в восточной — в водах США (2013–2014 гг.), проведен сравнительный анализ формы отоликов (сагитта) на основе цифрового изображения с использованием программного пакета «Shape V. 1.3», рассмотрены разнообразие форм отоликов и некоторые биологические характеристики черного палтуса. По полученным данным выделены и описаны типичные формы отоликов в исследованных районах. Межрегиональное сравнение формы отоликов тестами MANOVA и PERMANOVA показало достоверные отличия в форме отоликов палтуса из Анадырского залива ($p < 0,001$), а олюторско-наваринский и наваринский районы по результатам тестов достоверно не раз-

* Мазникова Ольга Александровна, научный сотрудник, e-mail: maznikovao@vniro.ru; Афанасьев Павел Константинович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: afanasyevpk@gmail.com; Орлов Алексей Маркович, доктор биологических наук, заведующий сектором, e-mail: orlov@vniro.ru; Новиков Роман Николаевич, старший научный сотрудник, e-mail: novikov.r.n@kamniro.ru; Емелин Павел Олегович, научный сотрудник, e-mail: emelinpavel@gmail.com.

Maznikova Olga A., researcher, e-mail: maznikovao@vniro.ru; Afanasyev Pavel K., Ph.D., head of laboratory, e-mail: afanasyevpk@gmail.com; Orlov Alexey M., D.Sc., head of section, e-mail: orlov@vniro.ru; Novikov Roman N., senior researcher, e-mail: novikov.r.n@kamniro.ru; Emelin Pavel O., researcher, e-mail: emelinpavel@gmail.com.

личались. Полученные данные, указывающие на обособленность палтуса Анадырского залива, помимо уникальных гидрологических условий, также могут быть объяснены присутствием на данной акватории смешанной группировки. В олуторско-наваринском и наваринском районах согласно литературным данным также происходит перемешивание палтусов российского и американского происхождения. Но для подтверждения или опровержения данной гипотезы необходимо проведение дополнительных исследований. Сформулирована гипотеза о его внутривидовой организации в пределах рассматриваемой акватории.

Ключевые слова: черный палтус *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*, отолиты (сагитта), shape-анализ, популяционная структура, Берингово море, миграции.

DOI: 10.26428/1606-9919-2017-191-97-113.

Maznikova O.A., Afanasyev P.K., Orlov A.M., Novikov R.N., Emelin P.O. Comparative analysis of otolith shape and spatial distribution and size composition of greenland turbot *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* in the western Bering Sea // Izv. TINRO. — 2017. — Vol. 191. — P. 97–113.

Comparative analysis of the greenland turbot otoliths (sagitta) is realized on the materials collected in the western Bering Sea within the Russian EEZ (2005–2015) and in the eastern Bering Sea within the United States EEZ (2013–2014). Software package «Shape V.1.3» is used. The otolith shape and some other biological parameters of turbot are considered. Typical forms of the otoliths are described. The otoliths of turbot from the Anadyr Bay are significantly different ($p < 0.001$) from those from other areas following to MANOVA and PERMANOVA tests. On the contrary, the otoliths from the Olutorsko-Navarinsky and Navarinsky fishery districts are very similar. Beyond unique oceanographic conditions of the Anadyr Bay, the difference could be caused by partial mixing of the turbot in this area with the fish of American origin. However, following to scientific literature, the turbot in the Olutorsko-Navarinsky and Navarinsky districts are also mixed with the fish of American origin, so additional investigations are necessary to understand the reasons of the otolith shape differentiation. A hypothesis on intraspecific organization of greenland turbot in the Bering Sea is proposed.

Key words: greenland turbot, *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae*, otoliths (sagitta), shape-analysis, population structure, Bering Sea, migrations.

Введение

Проблема внутривидовой дифференциации является одной из основополагающих в рыбохозяйственной и фундаментальной науке. Известно, что четкое выделение локальных популяций, являющихся единицами запаса, лежит в основе успешной эксплуатации рыбных ресурсов. Выделение локальных популяций — первый этап в реализации популяционного подхода как основы управления живыми ресурсами. Два других этапа — расчет набора необходимых параметров эксплуатируемой единицы запаса и выбор стратегии управления с учетом ее биологических возможностей — непосредственно вытекают из первого.

Черный, или синекорый, палтус *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* — вторично-глубоководный, во взрослом состоянии батибентальный вид (Федоров, 1971). Ареал черного палтуса в северной части Тихого океана охватывает Охотское и Берингово моря, подводные склоны Курильских и Алеутских островов (Новиков, 1974; Фадеев, 1987, 2005; Alton et al., 1988). На север он распространен до Берингова пролива, а молодь отмечается в южных (Новиков, 1974; Alton et al., 1988) и даже центральных районах Чукотского моря (Дьяков, 1985), но наиболее многочислен на материковом склоне и в нижней части шельфа от прол. Уникал до мыса Олуторского, у Алеутских островов и в северной части Охотского моря (Новиков, 1974; Фадеев, 2005). Несмотря на значительное количество работ, посвященных изучению черного палтуса, обитающего в разных районах Мирового океана, до настоящего времени не сформировано единого мнения о таксономическом статусе и популяционной организации этого вида (Вернидуб, Панин, 1937; Hubbs, Wilimovsky, 1964; Федоров, 1971; Fairbairn, 1981; Дьяков, 2011; <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). В то же время черный палтус является одним из важных объектов промысла, и, учитывая негативный опыт промысла многих медленнорастущих и долгоживущих

видов, когда чрезмерная интенсивность эксплуатации приводила к резкому уменьшению их численности, возникает необходимость постоянного мониторинга изменений размерно-возрастного состава и особенностей структуры эксплуатируемых популяций рассматриваемого вида (Мазникова и др., 2015).

Целью работы является описание разнообразия форм отолитов черного палтуса в северо-западной части Берингова моря и формулирование гипотезы о его внутривидовой организации в пределах рассматриваемого региона.

Материалы и методы

Настоящая работа основана на анализе отолитов (сагитта), собранных в 2005–2015 гг. наблюдателями на судах СРТМ «Гранит» и «Арктик Лидер» (ООО РК «Лунтос»), «Солборг» (ООО «Роскамфлот») и в период проведения траловых съемок на НИС «ТИНРО» (ТИНРО-центр) в северо-западной части Берингова моря с использованием тралов различных модификаций (табл. 1). Для изучения миграционного цикла черного палтуса были использованы данные эхоинтеграционно-траловых съемок 2013–2014 гг. с заходом в экономзону США, выполненных на НИС «ТИНРО» с использованием разнотрава. Исследования выполнялись преимущественно в теплый период года (июнь–сентябрь), за исключением рейса на СРТМ «Гранит» (ноябрь 2005 г.) и НИС «ТИНРО» (октябрь 2014 г.). Особенностью проведенной донной траловой съемки в октябре 2014 г. являлось то, что впервые за более чем десятилетний период аналогичных исследований работы были выполнены в наиболее поздние сроки, однако по размеру обследованной площади акватории и диапазону глубин данные исследования значительно уступали всем предыдущим работам в этом районе. В 2005–2015 гг. лов осуществлялся на глубинах 50–765 м. Для характеристики размерного состава измеряли длину тела по Смитту (FL) с точностью до 1 см. При анализе распределения палтуса во время выполнения научных траловых съемок особи были разделены на следующие размерные группы: 1) длиной менее 12 см; 2) длиной 12–22 см; 3) длиной более 22 см. Численность особей в уловах на единицу площади ($км^2$) была рассчитана с учетом обловленной в каждом тралении площади и индивидуальных коэффициентов уловистости ($KU = 0,2$ для 1-й группы и $0,5$ для 2-й и 3-й групп) (Нектон..., 2006). Материалы для анализа разнообразия форм отолитов (сагитты) были представлены образцами из различных районов моря. Объем использованного материала представлен в табл. 2.

Таблица 1

Типы тралов, использованные при лове черного палтуса

Table 1

Types of trawls used when fishing for greenland turbot

Судно	Тип трала	Сроки работ	Число тралений
СРТМ «Гранит»	77/63 м пр. 194	17.11.2005	1
СРТМ «Солборг»	77/63 м пр. 194	29–31.08.2006	2
СРТМ «Арктик Лидер»	77/63 м пр. 194	31.08–18.09.2009	5
НИС «ТИНРО»	РТ/ТМ 80/396	20.08–09.09.2013	7
НИС «ТИНРО»	РТ/ТМ 80/396	16.09–02.10.2014	10
НИС «ТИНРО»	ДТ/ТВ 27,1/24,4	17–31.10.2014	11
НИС «ТИНРО»	ДТ/ТВ 27,1/24,4	22.06–08.08.2015	233

Сбор отолитов на анализ осуществлялся параллельно с проведением полного биологического анализа (рис. 1). Длина особей черного палтуса, у которых отбирались отолиты, варьировала от 19,0 до 94,0 см. Средняя длина обследованных особей составила 54,0 см. Для анализа использовали только правые отолиты без видимых повреждений, таких как сколы, надломы, трещины, повреждения роострума и т.д. Если на отолитах присутствовали остатки крови или слизи, то их предварительно промывали и высушивали.

Анализ формы отолитов проводился на основе цифровых изображений, которые были получены с помощью сканера «Epson Perfection 2480 photo» при разрешении 1600

Data description

Район	Год	Кол-во отолитов	ПБА (МП)
Олюторско-наваринский	2005	14	25
Наваринский	2006	16	50
Олюторско-наваринский	2009	19	100
Олюторско-наваринский*	2013	—	—
Наваринский*	2013	—	15
Анадырский залив*	2013	—	1
ИЭЗ США*	2013	—	32
Олюторско-наваринский	2014	—	12
Наваринский	2014	—	15
Анадырский залив	2014	—	19
ИЭЗ США	2014	—	6
Олюторско-наваринский	2015	268	423
Наваринский	2015	73	336
Анадырский залив	2015	108	328
Всего		498	1362

* В 2013 г. выполнялись только массовые промеры.

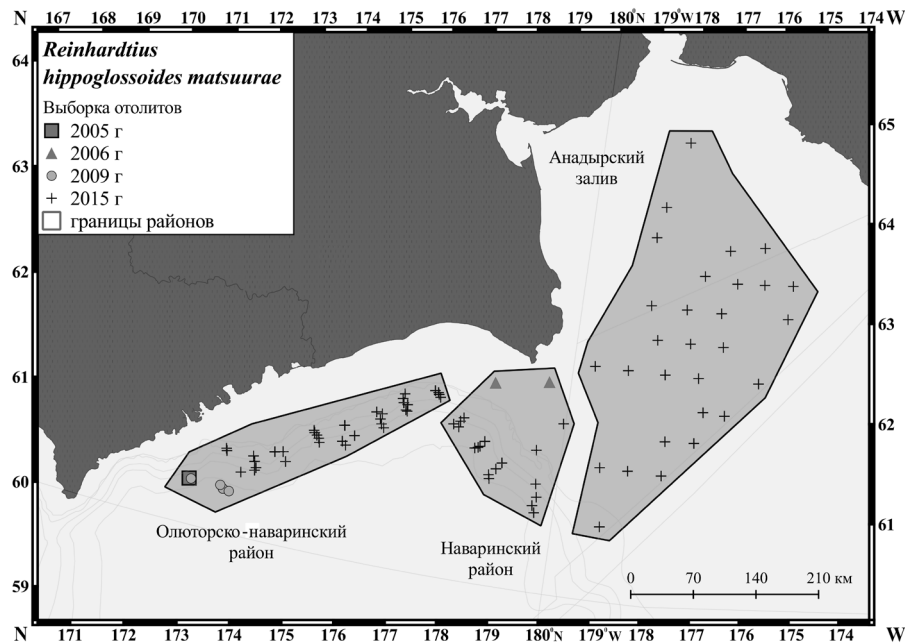


Рис. 1. Карта выборок отолитов черного палтуса. Контурами показана группировка отдельных выборок палтуса по районам исследований

Fig. 1. Scheme of the otoliths sampling location (2005 — square, 2006 — triangle, 2009 — circle, 2015 — cross). The samples groupings are shown by polylines

точек на дюйм. При сканировании отолиты размещались на сканере акустической бороздкой вниз (рис. 2). Рядом с отолитами размещалась чертежная линейка повышенной точности. Полученные изображения для дальнейшего анализа преобразовывались в графическом редакторе в формат BMP (цветность 24 бита).

Для сравнительного анализа формы отолитов на основе цифрового изображения использовался программный пакет «Shape V. 1.3» (Iwata, Ukai, 2002). Программа позволяет представить форму изучаемого замкнутого контура в виде коэффициентов (дескрипторов) Фурье для заданного числа гармоник. Полученные коэффициенты Фурье нормализованы таким образом, что являются инвариантными по отношению к размеру

Рис. 2. Пример отсканированного изображения отолита черного палтуса

Fig. 2. A sample of scanned image of greenland turbot otolith



изучаемого контура, вращению и начальной точке контура. Процедура нормирования осуществляется относительно первой гармоники, представляющей собой простой эллипс. Детально принцип получения коэффициентов Фурье с помощью программы «Shape V. 1.3» и возможности их использования при сравнительном анализе формы отолитов представлены в работе П.К. Афанасьева с соавторами (2017).

С целью определения необходимого и достаточного для анализа числа гармоник полученные с помощью программы значения коэффициентов Фурье были использованы для расчета оценки вклада (FP — Fourier power) каждой гармоники в описание контура по формуле

$$FP = (A_n^2 + B_n^2 + C_n^2 + D_n^2)/2,$$

где A_n , B_n , C_n и D_n — коэффициенты гармоники n (Crampton, 1995).

Коэффициенты первой гармоники были исключены из анализа, так как представляют собой простой эллипс и маскируют информацию по остальным коэффициентам. Используя полученные значения FP по каждому из отолитов и их средние значения для каждой гармоники в программе «Excel», построили график зависимости FP от числа используемых гармоник.

С учетом результатов оценки FP коэффициенты Фурье анализировали методом главных компонент (ГК), полученные значения главных компонент использовали для дальнейшего статистического анализа.

Анализ зависимости формы отолитов от пола исследуемых особей проводился на основе значений главных компонент методом построения двумерных плотностей в программе «Excel», а также на основе теста Манна-Уитни в программе «Statistica 8.0». Достоверность теста оценивалась с учетом поправки Бонферрони. Предварительно значения главных компонент были протестированы на нормальность распределения в модуле Distribution fitting программы Statistica 8.0 методом χ^2 теста. По результатам теста по всем ГК распределение отличалось от нормального.

Оценку межгодовой изменчивости формы отолитов проводили на основе выборок из олюторско-наваринского района (2005, 2009, 2015 гг.) в модулях PERMANOVA программы PAST (v. 3.14) (Hammer et al., 2001). Достоверность оценивали методом бутстрэп-анализа при 10000 повторений.

Сравнение формы отолитов из разных районов Берингова моря проводили на основе канонического дискриминантного анализа в программах Statistica 8.0 и PAST (v. 3.14), а также модулей PERMANOVA и MANOVA программы PAST (v. 3.14) (Hammer et al., 2001). С целью анализа межрегиональных различий выборки были объединены в 3 группы в соответствии с районами сбора (Анадырский залив, олюторско-наваринский район, наваринский район). Оценку различий проводили на основании критериев лямбды Уилкса, характеризующей соответствие между реальной и предполагаемой

принадлежностью особей к определенной группе, и F-статистике, представляющей собой отношение межгруппового среднееквадратичного отклонения к внутригрупповому и характеризующей наличие различий между выборками.

Анализ зависимости формы отолитов от размеров исследуемых особей проводился в программе «Excel» на основе значений главных компонент и MS Access (Microsoft Corporation, 2016). Построение карт выполнено посредством ГИС QGIS 2.18.

Результаты и их обсуждение

Результат оценки вклада каждой гармоник в описание контура отолита показал, что для достижения 99 % вклада достаточно использовать 14 гармоник (рис. 3).

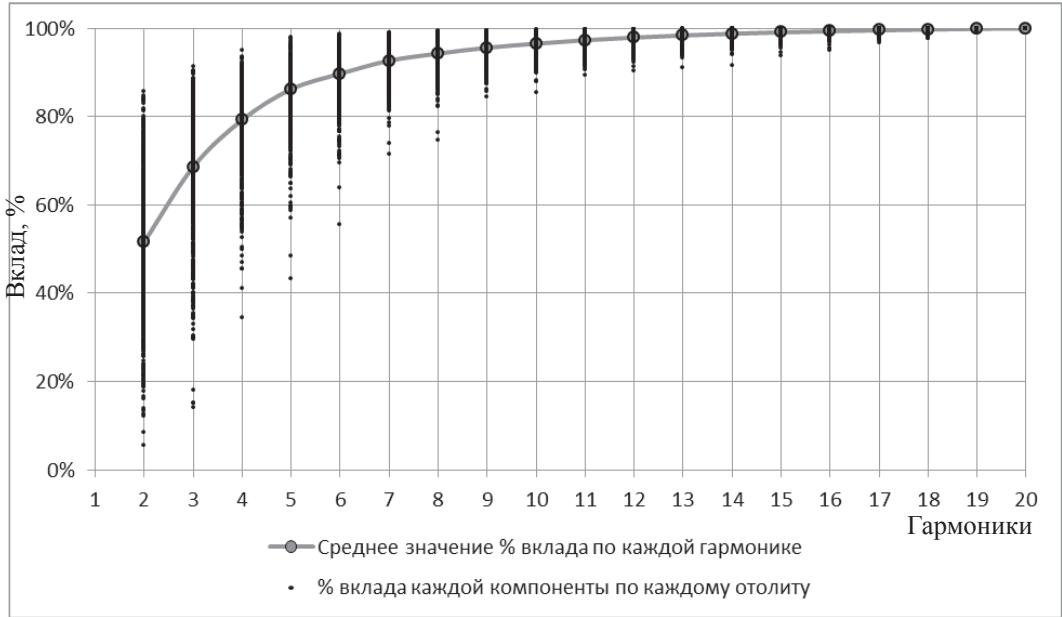


Рис. 3. Вклад в описание контура отолита (%) и число используемых гармоник (по данным для 20 гармоник 498 отолитов, всего 9960 значений)

Fig. 3. Contribution to the otolith shape description (%) and the number of harmonics used (according to data for 20 harmonics of 498 otoliths, in total 9960 values)

Значения коэффициентов Фурье для 14 первых гармоник были использованы для расчета значений главных компонент в программе PrinComp, входящей в программный пакет Shape v. 1.3. Доли дисперсии и накопленные доли дисперсии, приходящиеся на каждую главную компоненту, представлены в табл. 3.

Как видно из данных табл. 3, за 95 % всей изменчивости отвечают первые 19 ГК. Первая ГК отвечает за 35,8 % всей изменчивости. Две первые ГК совокупно отвечают за 50,9 % всей изменчивости. За 100 % всей изменчивости, согласно расчету, отвечают 52 ГК. Таким образом, эффективными компонентами будут являться первые 9 ГК, которые отвечают более чем за 1,9 % изменчивости (из расчета $1/52 = 0,0192$).

При рассмотрении особенностей формы отолитов, которыми обусловлена дисперсия значений ГК, отмечено следующее. Первая главная компонента, отвечающая за большую часть дисперсии, описывает форму дорзальной части отолита, включая выраженность выемок на дорзальной части. Вторая ГК описывает особенности формы отолита, связанные с шириной отолита и выраженностью выемки на задней части отолита (рис. 4). Третья компонента описывает выраженность передней части отолита. Четвертая компонента главным образом характеризует форму вентральной части (наличие выемки/выпуклости).

Таблица 3

Дисперсии главных компонент (ГК_n)

Table 3

Principal component eigenvalues		
Компонента	Доля дисперсии, %	Накопленная доля дисперсии, %
ГК1*	35,8	35,8
ГК2*	15,1	50,9
ГК3*	9,5	60,4
ГК4*	7,1	67,5
ГК5*	5,3	72,8
ГК6*	4,7	77,5
ГК7*	3,4	80,9
ГК8*	2,3	83,2
ГК9*	2,0	85,2
ГК10	1,5	86,7
ГК11	1,4	88,2
ГК12	1,3	89,5
ГК13	1,1	90,6
ГК14	1,0	91,6
ГК15	0,9	92,4
ГК16	0,8	93,2
ГК17	0,7	93,9
ГК18	0,6	94,5
ГК19	0,5	95,0

* Эффективные компоненты.

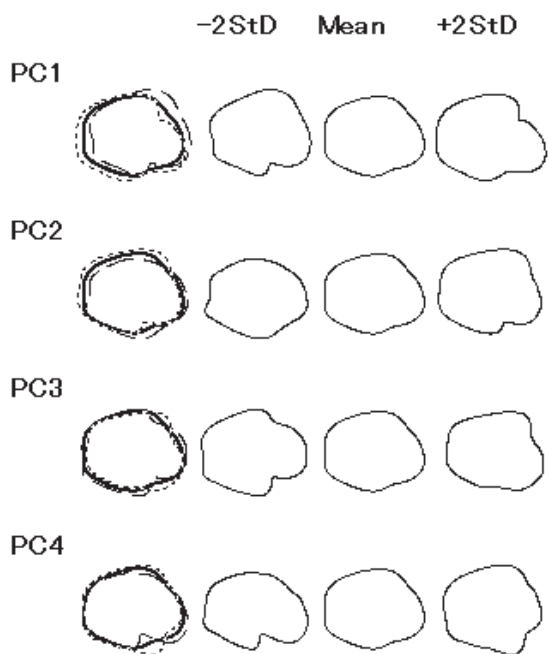


Рис. 4. Контуры, соответствующие разным значениям первых 4 главных компонент

Fig. 4. Otolith shapes corresponding to certain values of the first 4 principal components

Результаты анализа зависимости формы отолигов от размеров исследуемых особей показали низкие значения корреляции. Анализ проводился по 3 первым ГК. Все исследуемые особи были разделены на 7 размерных классов с шагом 100 мм. Минимальный размер особей составил 200 мм, максимальный — 940 мм. Межквартильный размах длин исследуемых особей палтуса составил 135 мм. Средний размер особей — 540 мм, а стандартное отклонение — 11,19 мм, что свидетельствует об относительном единообразии анализируемых особей по размеру.

Для рассматриваемых ГК не было отмечено связи между формой отолигов и размером особей (рис. 5). Таким образом, был сделан вывод о допустимости одно-

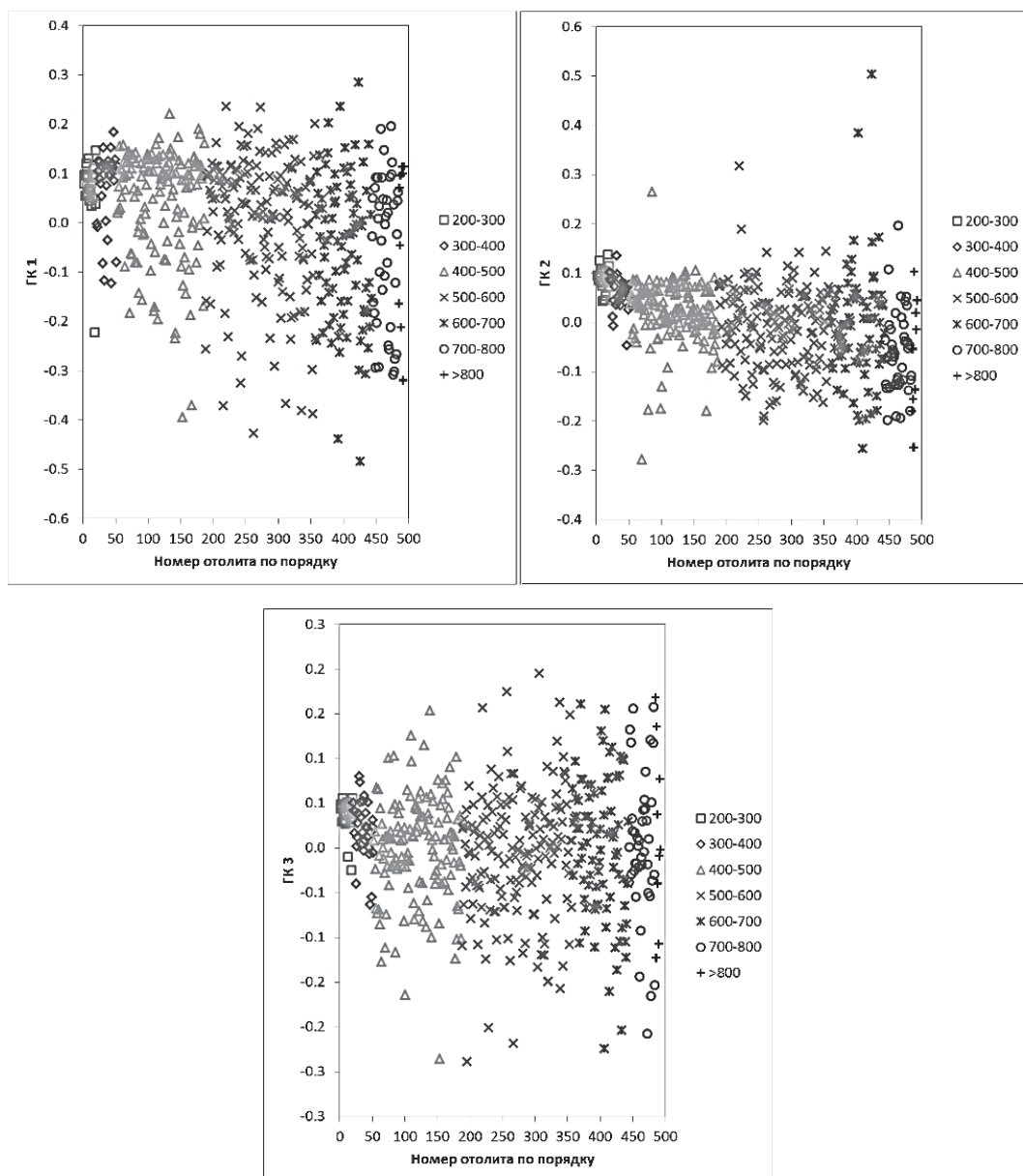


Рис. 5. Значения первых 3 ГК отолигов рыб разных размерных классов
Fig. 5. Values of the first 3 principal components of fish otoliths for different size classes

временного использования в анализе особей из разных размерных классов. Результат анализа также позволяет отметить, что при межрегиональном сравнении формы отолигов палтуса допустимо использование выборок с разным размерным составом.

Результат сравнения формы отолигов у самок и самцов палтуса показал наличие достоверных различий ($p = 0,0013$) в значениях 18-й ГК. Достоверность оценивалась с учетом поправки Бонферрони при $p < 0,003$ (табл. 3). С учетом вклада 18-й ГК (0,6 %) в общую дисперсию сделан вывод о незначительном влиянии соотношения полов в выборках на результаты межрегионального сравнения.

Сравнение межгодовой изменчивости формы методом PERMANOVA по результатам оценки достоверности различий между годами (F-статистика) на основе Эвклидовых дистанций (Anderson, 2001) показало отсутствие значимых различий ($F = 1,513$ при $p = 0,1183$). Результаты попарного межгодового сравнения представлены в табл. 4.

Таблица 4

Результат попарного теста PERMANOVA для выборок олюторско-наваринского района в разные годы. Над диагональю значения F-статистики, под диагональю значения достоверности различий ($\alpha = 0,05$)

Table 4

Results of pairwise PERMANOVA test for the Olutorsky-Navarin sky fishery district in different years. Above diagonal — the values of F-test, below diagonal — significance ($\alpha = 0.05$)

Год	2015	2005	2009
2015		1,867	1,140
2005	0,086		1,910
2009	0,296	0,076	

При проведении межрегионального сравнения формы отоликов результаты тестов MANOVA и PERMANOVA показали аналогичные результаты. Достоверные отличия в форме отоликов были отмечены для Анадырского залива ($p < 0,001$). Олюторско-наваринский и наваринский районы по результатам тестов достоверно не различались. Значение дистанции Махалонобиса (аналог Эвклидовой дистанции) между особями из Анадырского залива и наваринского района составило 1,72, а между особями из Анадырского залива и олюторско-наваринского района — 1,21, что является достаточно низкими показателями. К примеру, при сравнении форм отоликов трески из различных районов Тихого океана (Орлов, Афанасьев, 2013) дистанция Махалонобиса между наиболее различающимися выборками составила 12,11, а в среднем между всеми выборками — 4,18. Таким образом, отмеченные отличия в форме отоликов палтуса Анадырского залива, будучи достоверными, являются крайне незначительными.

При рассмотрении распределения выборок в пространстве дискриминантных функций (рис. 6) значительной обособленности особей Анадырского залива не отмечается.

Значение лямбды Уилкса при тесте MANOVA составило 0,79, что также свидетельствует о слабой дискриминации между исследуемыми группами (лямбда Уилкса, принимая значения от 0 до 1, характеризует качество дискриминации: значения, лежащие около 1, свидетельствуют о низком уровне дискриминации, а значения, близкие к 0, — о высокой степени дискриминации).

Результаты апостериорного классификационного анализа с применением метода «Jackknife», при котором классифицируемый образец исключается из выборки и оценивается ее принадлежность к определенной группе, также показал некоторую обособленность формы отоликов палтуса Анадырского залива. Точность классификации составила для Анадырского залива 68,5 %, для олюторско-наваринского и наваринского районов соответственно 39,9 и 39,3 %.

Для более полного описания особенностей формы отоликов палтуса в исследованных регионах нами были реконструированы контуры отоликов на основе средних показателей нормализованных коэффициентов Фурье (рис. 7). При наложении усредненных контуров можно отметить, что усредненный контур отоликов из Анадырского залива имеет некоторые заметные отличия от усредненных контуров отоликов из наваринского и олюторско-наваринского районов. Так, например, «анадырские» отолики имеют более плавную, менее изрезанную форму в отличие от отоликов из двух других районов.

Размерный состав. Согласно имеющимся представлениям, тихоокеанский черный палтус живет до 21–24 лет, достигая длины 130 см и массы 13 кг (Промысловый атлас..., 1992).

В траловых уловах молодь черного палтуса начинает встречаться в большом количестве при длине 10–15 см. До достижения длины порядка 30 см молодь обитает в основном в пределах шельфа, переходя по мере роста на большие глубины. В верхней части материкового склона (до 400–500 м) основу уловов составляют особи в возрасте от 4 до 15 лет при длине 30–75 см. На глубине свыше 400–500 м палтусы средних размеров встречаются также в значительных количествах, но здесь большой процент в уловах составляют наиболее крупные особи, которых мало в верхнем отделе склона, — рыбы длиной 75–90 см в возрасте от 15 до 21 года (Шунтов, 1965).

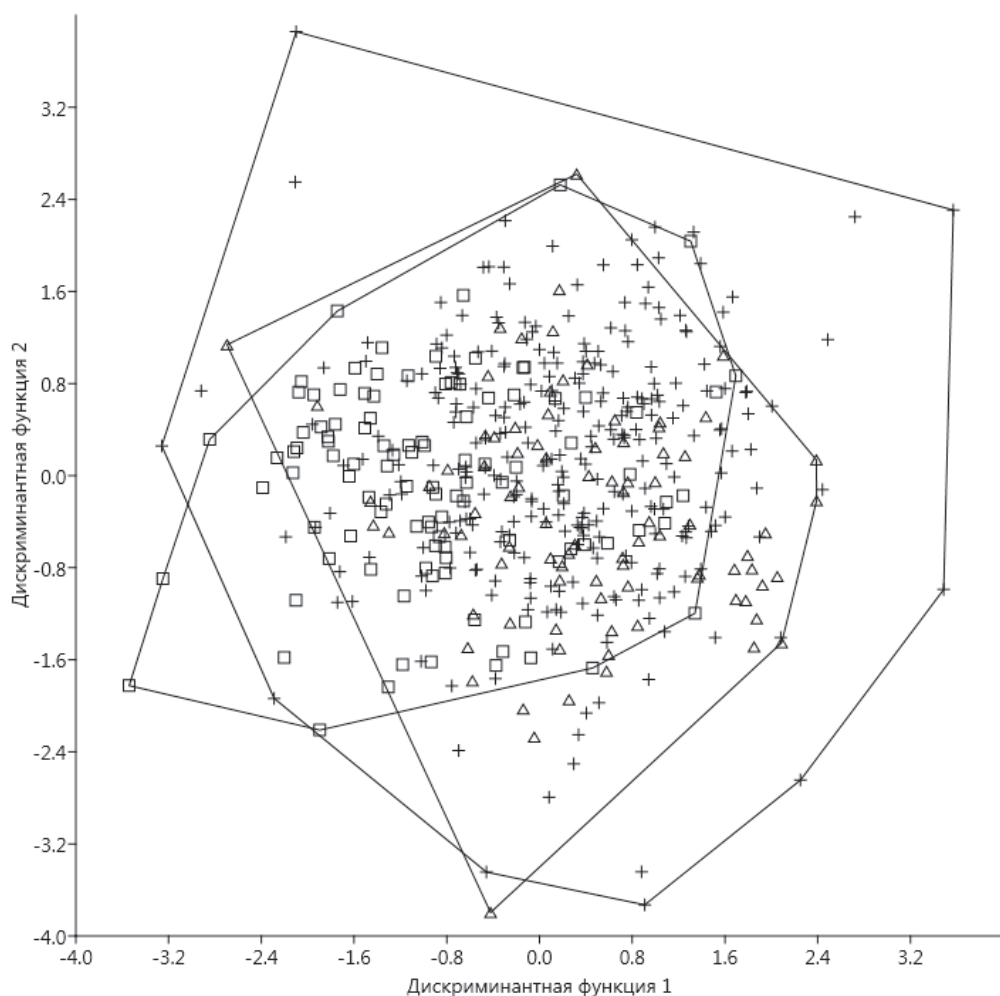


Рис. 6. Результаты дискриминантного анализа значений главных компонент (*квадрат* — Анадырский залив, *плюс* — олюторско-наваринский район, *треугольник* — наваринский район; ось x — дискриминантная функция 1 (86,28 % всей изменчивости), ось y — дискриминантная функция 2 (13,72 % всей изменчивости))

Fig. 6. Results of discriminant analysis based on PC scores (*square* — Anadyr Bay, *plus* — Olutorsky-Navarinsky district, *triangle* — Navarinsky district, axis x — discriminant function 1 (86.28 % of total diversity), axis y — discriminant function 2 (13.72 % of total diversity))

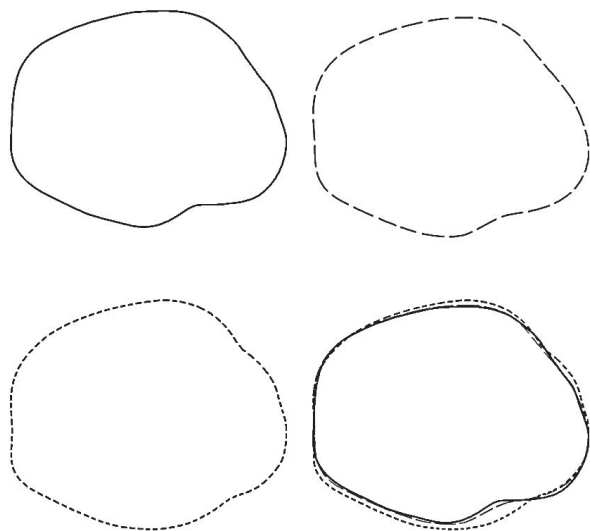


Рис. 7. Реконструированные контуры отолитов черного палтуса на основе средних нормализованных коэффициентов Фурье в 3 исследованных районах: наваринский район — *сплошная линия*, олюторско-наваринский район — *прерывистая линия*, Анадырский залив — *точечная линия*

Fig. 7. Reconstruction of greenland turbot otolith shape using mean values of NEF coefficients for 3 analyzed areas: Navarinsky district — *solid line*, Olutorsky-Navarinsky district — *dash line*, Anadyr Bay — *dotted line*

За период 2005–2015 гг. длина рыб в пределах исследованной акватории северо-западной части Берингова моря варьировала от 6 до 96 см (рис. 8). В уловах в олюторско-наваринском районе длина рыб изменялась от 12 до 94 см, составив в среднем 56,4 см. В наваринском районе длина рыб варьировала от 13 до 87 см, при средней длине 54,1 см. В Анадырском заливе длина палтуса варьировала от 6 до 79 см. Основу численности слагали сеголетки и младшевозрастные особи (6–20 и 21–35 см). Небольшое количество рыб более 60 см объясняется тем, что мелководные Анадырский залив и отчасти Чукотская зона являются районами нагула молоди, а рыбы старших возрастов в летний период распределяются на больших глубинах вдоль материкового склона олюторско-наваринского района, и лишь некоторое количество крупных особей проникает на малые глубины далеко в залив.

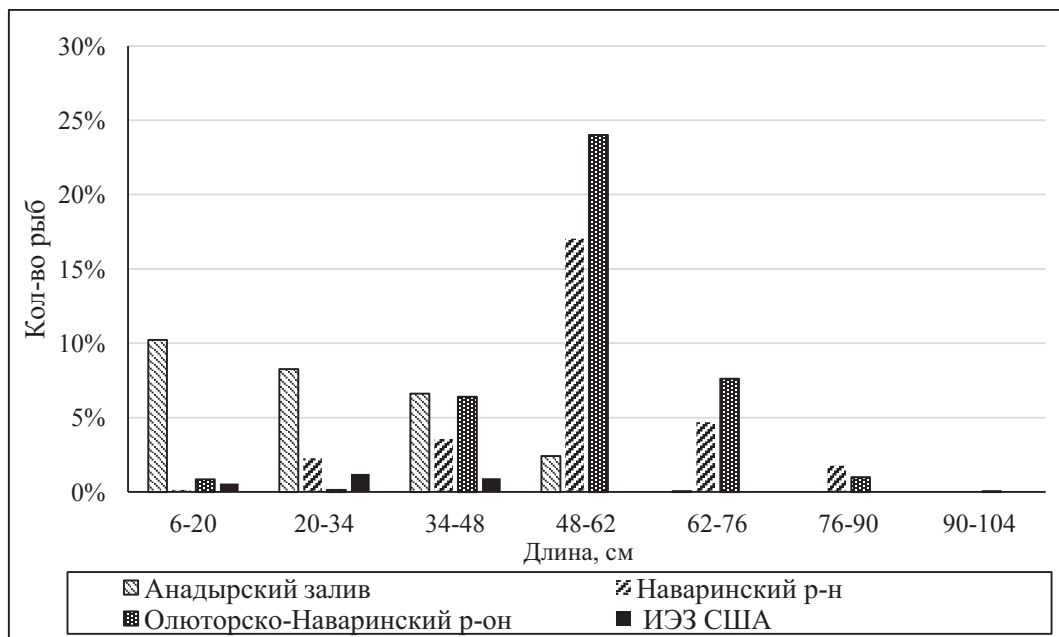


Рис. 8. Размерный состав черного палтуса в различных районах Берингова моря из траловых уловов в 2005–2015 гг.

Fig. 8. Size composition of greenland turbot in trawl catches from certain areas of the Bering Sea in 2005–2015

Для акватории ИЭЗ США в нашем распоряжении имеются лишь фрагментарные данные за 2013–2014 гг. В уловах черный палтус был представлен рыбами длиной от 13 до 43 см (ср. — 28,4 см). Вероятно, что скопления были обловлены на путях миграций в пределах американской экономической зоны.

Миграции. Существует несколько точек зрения относительно миграций беринговоморского черного палтуса. Предположение о том, что сезонные горизонтальные миграции особей данного вида происходят вдоль материкового склона и имеют небольшую протяженность, не превышающую нескольких десятков миль, было сделано еще во второй половине прошлого столетия (Шунтов, 1965, 1971). В частности, в центральной части Берингова моря от зимне-осеннего периода к весенне-летнему наблюдали некоторое смещение скоплений черного палтуса вдоль склона в северо-западном направлении (Шунтов, 1970). Н.П. Новиков (1974) вслед за В.П. Шунтовым отмечал отсутствие регулярных и закономерных миграций значительной части стада черного палтуса от одного участка материкового склона к другому. По мнению данных авторов, миграции у рассматриваемого вида имеют местный характер, не связаны с сезонами года или нерестом, случайны и ориентированы на поиск кормовых объектов. В связи с этим было сделано заключение о существовании у черного палтуса в пределах северной части Тихого океана нескольких локальных стад. Алтон с соавторами (1988), напротив, обращали внимание на существование нерестовых миграций из северо-западной части

Берингова моря в восточную. С.А. Пальм с соавторами (1999) также предполагали существование нагульных миграций палтуса из восточных районов в северо-западную часть с последующими обратными преднерестовыми миграциями в осенний период. Позднее И.Н. Мухаметов с соавторами (2000) предположили отсутствие протяженных сезонных миграций черного палтуса вдоль материкового склона и плотных устойчивых скоплений в тихоокеанских водах южной Камчатки и северных Курильских островов.

В своей работе С.А. Пальм с соавторами (1999) указывали на существование в пределах материкового склона осенне-зимних преднерестовых миграций крупных особей палтуса в направлении больших глубин и весенне-летних нагульных миграций — на малые глубины. Аналогичные сезонные перемещения с больших глубин на меньшие и обратно совершает и обитающая на шельфе молодь (Шунтов, 1970; Фадеев, 1987; Промысловый атлас..., 1992). Также в работе С.А. Пальма с соавторами (1999) упоминается о том, что одним из косвенных доказательств миграций черного палтуса вдоль материкового склона являются данные об изменении площади скоплений в течение летне-осеннего периода. По всей видимости, частично рыбы могут мигрировать в наваринский район из восточной части моря. Таким образом, на смежной акватории между Россией и США (между 178° в.д. и 178° з.д.) в течение года дважды происходит перераспределение запаса данного вида: первый раз, когда палтус, расширяя нагульный ареал, в мае-июне массово заходит в воды РФ, и повторно осенью, когда мигрирует в обратном направлении. Однако вопрос о масштабности таких миграций и количестве мигрантов в исследуемом районе требует дальнейшего изучения.

Осенью 2013–2014 гг. были получены новые данные о пространственном распределении черного палтуса. Так, в сентябре 2013 г. в уловах в ИЭЗ США в зоне ветви Склонового берингоморского течения преобладали рыбы длиной тела свыше 12 см (рис. 9). При этом основу всех уловов составляли взрослые особи (72,4 %). В российских водах было всего лишь два результативных улова на траверзе мыса Наварин и в пределах акватории Анадырского залива. В первом случае в улове также численно преобладали рыбы длиной более 22 см (93,7 %), во втором — исключительно особи длиной менее 12 см. У ряда авторов (Kodolov, Matveychuk, 1995) происхождение черного палтуса из уловов в эконормальной зоне США сомнений не вызывает, происхождение же палтуса в ИЭЗ РФ может быть как российским, так и американским. Это же касается и молоди, обнаруженной в восточной части Анадырского залива. Некоторые исследователи (Перцева-Остроумова, 1961; Мусиенко, 1970) указывают на локализацию нерестилища палтуса в районе между южной частью Анадырского залива и о. Св. Матвея, и обнаруженная в Анадырском заливе молодь может выноситься именно с этого нерестилища.

Распределение уловов черного палтуса осенью 2014 г. на исследованной акватории было неравномерным (рис. 9). Во время проведения эхоинтеграционно-траловой съемки наиболее плотное скопление рыб длиной до 12 см отмечено в юго-восточной части Анадырского залива. К востоку от разделительной линии молодь палтуса была представлена в единственном улове, однако в данной части акватории в уловах преобладали особи длиной более 22 см, что также свидетельствует о миграционных потоках палтуса из восточной части моря (рис. 9). В районе коряжского побережья палтус в уловах был отмечен лишь единожды и представлен особями длиной 15–19 см. В пределах исследованной акватории коряжского шельфа и материкового склона палтус отмечен в уловах на траверзе бухт Анастасии и Дежнева, бухты Хатырка и на границе внешнего шельфа и материкового склона между мысом Наварин и Наваринским каньоном, т.е. в районах совместного нагула взрослых и неполовозрелых рыб.

В восточной части Берингова моря были проведены исследования по изучению взаимосвязи между локализацией нерестилищ черного палтуса, его личинок и молоди на ранних стадиях развития (Sohn et al., 2010). Sohn с соавторами (2010) представили гипотетическую схему миграций личинок и молоди рассматриваемого вида с нерестилищ юго-восточной части Берингова моря. Несмотря на то что работы были выполнены до разделительной линии Россия–США, авторы предполагают большое влияние на перенос молоди и личинок потоков Склонового берингоморского и Аляскинского

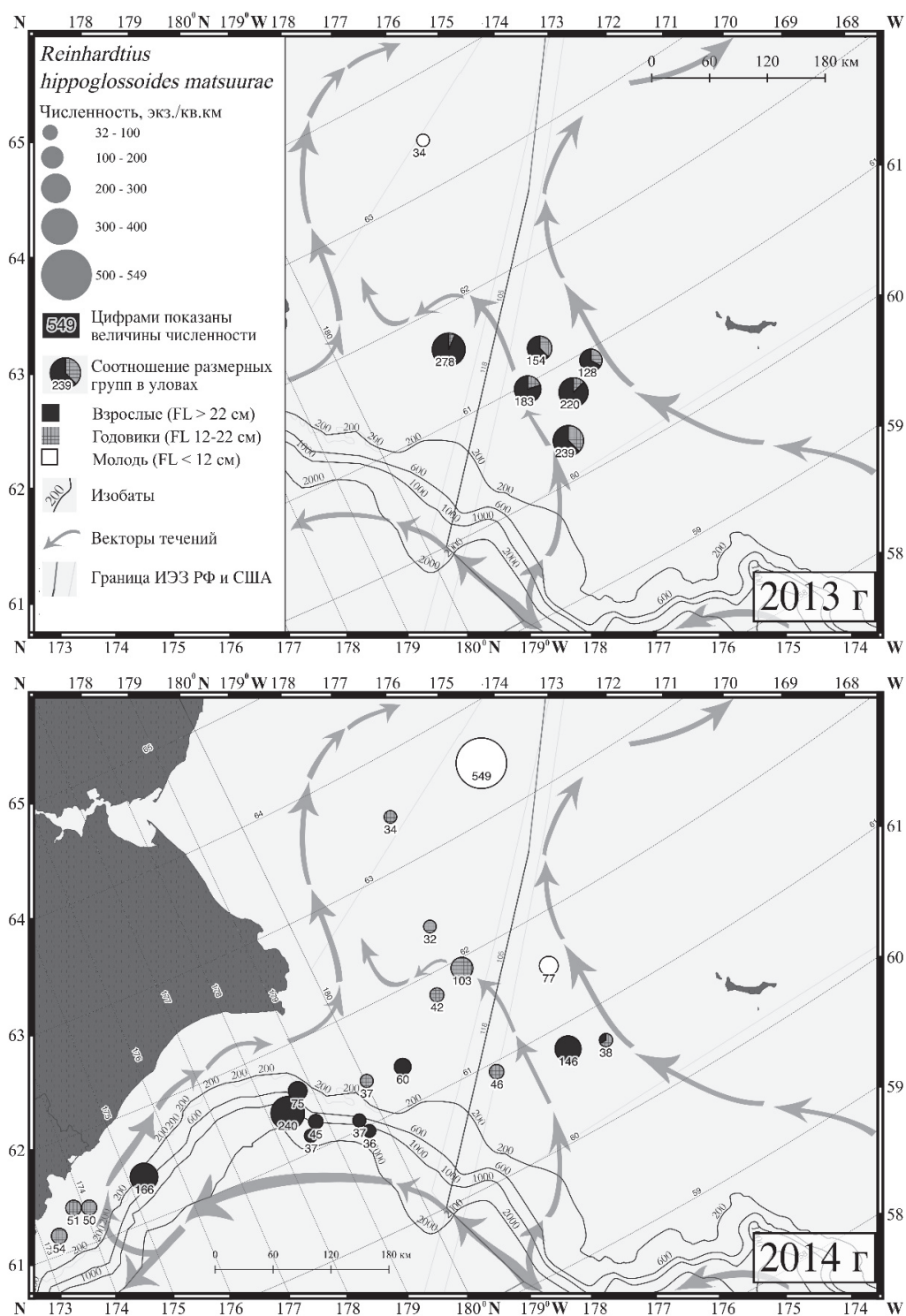


Рис. 9. Пространственное распределение и относительная численность (экз./км²) черного палтуса в западной части Берингова моря осенью 2013 и 2014 гг.

Fig. 9. Abundance (ind/km²) and spatial distribution of greenland turbot in the western Bering Sea in autumn of 2013 and 2014

течений. Поскольку Склоновое берингоморское течение впоследствии делится на две ветви, то вполне вероятно, что молодь из юго-восточной части моря и с восточного склона Алеутских островов может выноситься в северо-западную часть моря и,

в частности, в Анадырский залив, где и происходит перемешивание молоди черного палтуса российского и американского происхождения.

Несмотря на достаточно продолжительные исследования особенностей биологии черного палтуса, расположения его нерестилищ все еще окончательно не определены. Однако известно, что основные нерестилища палтуса в Беринговом море расположены между прол. Уника и о-вами Прибылова (Alton et al., 1988). Н.П. Новиков (1974) в своей работе также описывает нерест черного палтуса в северо-западной части моря: вдоль корякского побережья, в южной части Анадырского залива, между мысом Наварин и о. Св. Матвея, а Ю.П. Дьяков (2011) указывает на достаточно плотные скопления половозрелых рыб на хребте Ширшова. Выявленные ранее районы достаточно плотных и устойчивых концентраций черного палтуса в пределах Берингова моря (Alton et al., 1988; Пальм и др., 1999; и др.) также могут свидетельствовать о наличии локальных популяций и возможной репродуктивной дифференциации. П.А. Моисеевым (1952) в качестве причин, влияющих на образование таких локальных скоплений, были обозначены ограниченные размеры материкового плато, особенности циркуляции и скорость течений, которые оказывают значительное влияние на пассивный перенос икры и личинок и т.д.

Роль течений в жизни промысловых рыб материкового склона северной части Тихого океана чрезвычайно высока (Новиков, 1974). Так, численность палтусов зависит от особенностей течений и круговоротов на нерестилищах, поскольку нерест происходит на всем протяжении материкового склона как в зонах круговоротов, так и вне их. Икра и личинки камбаловых развиваются в толще воды и разносятся на значительные расстояния течениями, и таким образом может осуществляться репродуктивная связь между группировками одного вида, обитающими в удаленных друг от друга районах. С другой стороны, икра камбаловых рыб, нерестующих в зоне устойчивых круговоротов, удерживается ими в относительной близости от мест нереста. В таком случае локальный круговорот выступает как изолирующий фактор и создает условия для существования репродуктивно изолированной популяции. Следует отметить, что локализация нерестилищ и распределение икры может не совпадать из-за ее выноса в места, оптимальные для оседания молоди (Дьяков, 2011).

Ранее уже описаны пассивные миграции черного палтуса на ранних стадиях онтогенеза (Перцева-Остроумова, 1961; Мусиенко, 1970; и др.). Вкратце общая схема миграций выглядит следующим образом. Часть икры и личинок черного палтуса, нерестилища которого располагаются на хребте Ширшова, постепенно поднимается в верхние слои воды и попадает в зону обширного циклонического круговорота в юго-западной части моря. Затем в процессе развития икра и личинки выносятся на корякский шельф, где происходит оседание молоди и переход к донному образу жизни. В северном направлении личинки палтуса заносятся в Анадырский залив Наваринским течением с нерестилищ, расположенных вблизи Наваринского каньона и на материковом склоне юго-восточной части моря (Kodolov, Matveychuk, 1994). Также в залив могут выноситься личинки палтуса, нерестящегося на всем протяжении от южной части Анадырского залива до о. Св. Матвея. Из залива по мере подрастания молоди происходит перераспределение палтуса по материковому склону наваринского района, где в разные годы обнаруживались достаточно плотные промысловые скопления (Шунтов, 1965; Новиков, 1974; Дьяков, 1984; Датский, Андронов, 2007). Основная масса пелагической икры и личинок нерестующего в юго-восточной части Берингова моря палтуса удерживается круговоротами (Хен, 1988), следствием чего является его высокая численность в данном районе.

Основной перенос икры и личинок черного палтуса с восточноберингоморского шельфа и центральной части моря осуществляется Склоновым берингоморским течением. По мере приближения к азиатскому материку это течение постепенно отклоняется к западу и разветвляется на два потока (<http://pacificinfo.ru>). Большая часть вод поворачивает вдоль побережья к югу, давая начало холодному Камчатскому течению, которое осуществляет сброс берингоморских вод в Тихий океан. Другая ветвь поворачивает на северо-восток, давая начало Наваринскому течению,

которое огибает мористую часть Анадырского залива, образуя в нем циклонический круговорот, удерживает часть икры и личинок и осуществляет их перенос в Берингов пролив, Чукотское море и зал. Нортон. Наваринское течение заполняет южную часть Анадырского залива трансформированными тихоокеанскими водами с положительной температурой, что способствует формированию плотных скоплений молоди черного палтуса. Южнее мыса Наварин также существует антициклоническое движение вод (Наваринский антициклон) (Датский, Андронов, 2007), которое также способно удерживать личинок и молодь черного палтуса. Здесь происходит совместный нагул рыб различных размерно-возрастных групп. С потоками Камчатского течения икра и молодь черного палтуса из центральной части моря могут проникать в район Камчатки, перераспределяться вдоль ее восточного берега и удерживаться здесь циклоническим круговоротом (Дьяков, 2011). Таким образом, пространственное распределение черного палтуса на материковом склоне северо-западной части моря зависит непосредственно от масштабов миграций его особей из юго-восточной части моря (Althon et al., 1988; Kodolov, Matveychuk, 1994; Пальм и др., 1999).

А.В. Датским и П.Ю. Андроновым (2007) было показано, что в годы с относительно низкой и высокой численностью имеются некоторые различия в формировании скоплений. Так, в годы с относительно высокой численностью (1995–1997) в летний период основные скопления палтуса сосредотачиваются в верхних отделах материкового склона (250–400 м) в непосредственной близости от конвенционной линии в районе Наваринского каньона. Подходы черного палтуса отмечаются в конце мая — начале июня, а в июле-августе площадь скоплений и плотность рыб на них достигают максимальных значений. К концу лета — началу осени обычно наблюдается постепенное снижение уловов. В период снижения биомассы черного палтуса (1998–2002 гг.) таких закономерностей не выявлено: рыбы относительно равномерно распределяются вдоль материкового склона наваринского района, образуя локальные скопления.

Таким образом, сопоставляя схему циркуляции вод с полученными результатами сравнительного анализа формы отолитов, можно заключить, что отсутствие достоверных различий в форме отолитов у палтуса олюторско-наваринского и наваринского районов может быть связано с пространственной сопряженностью ареалов и потенциальным массовым переносом икры и личинок Склоновым берингоморским течением из центральной и юго-восточной частей Берингова моря, а также Камчатским течением с нерестилищ, расположенных на хребте Ширшова. Что же касается особей из Анадырского залива, то вполне вероятно, что здесь также присутствуют рыбы как из западной, так и из восточной частей моря, а также рыбы «местного происхождения», но в разном процентном соотношении. Однако на сегодняшний день мы не располагаем достаточным количеством данных для того, чтобы установить наличие палтуса американского происхождения в проанализированных уловах и оценить его долю.

Ю.П. Дьяковым (2011) было показано, что наряду с мелкими генетически различающимися группами черного палтуса существует несколько довольно обширных районов с относительно однородным составом встречающихся в них рыб. В Беринговом море к таким районам можно отнести восточную и западную части материкового склона. Проведенный ранее морфометрический анализ (Дьяков, 2011) также демонстрирует неоднородность состава черного палтуса в исследуемом районе. Данные по размерному составу уловов в 2013–2014 гг., с одной стороны, свидетельствуют о том, что наличие мелких особей в юго-восточной части Анадырского залива может являться подтверждением наличия нерестилища между южной частью Анадырского залива и о. Св. Матвея, как предполагают Т.А. Перцева-Остроумова (1961) и Л.Н. Мусиенко (1970). С другой стороны, обнаруженные особи палтуса в пределах Анадырского залива могли быть вынесены Наваринским течением с нерестилищ, расположенных близ мыса Наварин или из Наваринского каньона, а также с нерестилища между заливом и о. Св. Матвея. Отличие формы отолитов палтусов из вод Анадырского залива может быть связано с особыми условиями среды в данном районе. Причины и диапазон таких вариаций пока не изучены, однако если разные условия могут оказывать влияние на

рост, развитие и внешний облик рыб, то возможно, что эти же условия могут оказывать влияние и на морфологию отолитов (Светочева, Эриксен, 2013).

Выводы

По результатам сравнительного анализа формы отолитов черного палтуса в западной части Берингова моря было сделано несколько выводов.

При межрегиональном сравнении формы отолитов палтуса допустимо использование выборок с разным размерным составом.

Результат сравнения формы отолитов у самок и самцов палтуса позволяет сделать вывод о незначительном влиянии соотношения полов в выборках на результаты межрегионального сравнения.

При проведении межрегионального сравнения формы отолитов были показаны достоверные отличия в форме отолитов для Анадырского залива ($p < 0,001$), а олюторско-наваринский и наваринский районы по результатам тестов достоверно не различались.

Значение дистанции Махалонобиса между особями из Анадырского залива и наваринского района составило 1,72, а между особями из Анадырского залива и олюторско-наваринского района — 1,21, что является достаточно низкими показателями.

При наложении усредненных контуров можно отметить, что усредненный контур отолитов из Анадырского залива имеет некоторые заметные отличия от усредненных контуров отолитов из наваринского и олюторско-наваринского районов.

Подводя итог проведенных исследований, можно заключить, что популяционная структура тихоокеанского черного палтуса в Беринговом море неоднородна и определяется наличием ряда группировок.

Полученные данные, указывающие на обособленность палтуса Анадырского залива, помимо уникальных гидрологических условий, также могут быть объяснены присутствием на данной акватории смешанной группировки в олюторско-наваринском и наваринском районах, согласно литературным данным также происходит перемешивание палтусов российского и американского происхождения. Но для подтверждения или опровержения данной гипотезы необходимо проведение дополнительных исследований.

Список литературы

Афанасьев П.К., Орлов А.М., Рольский А.Ю. Сравнительный анализ формы отолитов как инструмент видовой идентификации и изучения популяционной организации различных видов рыб // Зоол. журн. — 2017. — Т. 96, № 2. — С. 192–200.

Вернидуб М.Ф., Панин К.И. Некоторые данные о систематическом положении и биологии тихоокеанского представителя *Reinhardtius* Gilb. // Уч. зап. ЛГУ. — 1937. — № 15. — С. 250–272.

Датский А.В., Андронов П.Ю. Ихтиоцен верхнего шельфа северо-западной части Берингова моря : моногр. — Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2007. — 261 с.

Дьяков Ю.П. Камбалообразные (Pleuronectiformes) дальневосточных морей России (пространственная организация фауны, сезоны и продолжительность нереста, популяционная структура вида, динамика популяций) : моногр. — Петропавловск-Камчатский : КамчатНИРО, 2011. — 433 с.

Дьяков Ю.П. Популяционная структура черного палтуса северной части Тихого океана : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ИБМ ДВНЦ АН СССР, 1985. — 22 с.

Дьяков Ю.П. Распределение и популяционная структура тихоокеанского черного палтуса // Биол. моря. — 1984. — Т. 10, № 5. — С. 57–60.

Мазникова О.А., Афанасьев П.К., Датский А.В. и др. Распределение, биология и состояние запасов тихоокеанского черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* по данным различных орудий лова в западной части Берингова моря и у восточного побережья Камчатки // Тр. ВНИРО. — 2015. — Т. 155. — С. 31–55.

Моисеев П.А. Некоторые специфические черты распределения донных и придонных рыб в дальневосточных морях // Изв. ТИНРО. — 1952. — Т. 37. — С. 129–137.

Мусиенко Л.Н. Размножение и развитие рыб Берингова моря // Тр. ВНИРО. Т. 70: Изв. ТИНРО. Т. 72. — 1970. — С. 166–224.

Мухаметов И.Н., Бирюков И.А., Тарасюк С.Н., Полтев Ю.Н. Сезонное распределение черного *Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* и азиатского стрелозубого *Atheresthes evermanni* палтусов в районе тихоокеанской стороны северных Курильских островов и юго-восточной

Камчатки // Промыслово-биологические исследования рыб в тихоокеанских водах Курильских островов и прилежащих районах Охотского и Берингова морей в 1992–1998 гг. — М. : ВНИРО, 2000. — С. 96–104.

Нектон западной части Берингова моря. Таблицы численности, биомассы и соотношения видов / под ред. В.П. Шунтова и Л.Н. Бочарова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2006. — 416 с.

Новиков Н.П. Промысловые рыбы материкового склона северной части Тихого океана : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 308 с.

Орлов А.М., Афанасьев П.К. Отолитометрия как инструмент анализа популяционной структуры тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus* (Gadidae, Teleostei) // Амурский зоологический журнал. — 2013. — № 3. — С. 327–331.

Пальм С.А., Чикилев В.Г., Датский А.В. Биология, промысел и распределение черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* в анадырско-наваринском районе Берингова моря // Изв. ТИНРО. — 1999. — Т. 126. — С. 252–261.

Перцева-Остроумова Т.А. Размножение и развитие дальневосточных камбал : моногр. — М. : АН СССР, 1961. — 484 с.

Промысловый атлас дальневосточных морей России / сост. Н.П. Новиков, В.А. Снытко, И.П. Долгих. — Владивосток : ТИНРО, 1992. — 120 с.

Светочева О.Н., Эриксен Е. Морфологическая характеристика отолитов некоторых донных рыб Баренцева моря // Вест. Кольского науч. центра РАН. — 2013. — Вып. 4(15). — С. 91–104.

Фадеев Н.С. Северотихоокеанские камбалы: распространение и биология : моногр. — М. : Агропромиздат, 1987. — 175 с.

Фадеев Н.С. Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2005. — 366 с.

Федоров К.Е. О зоогеографической характеристике черного палтуса *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) // Вопр. ихтиол. — 1971. — Т. 11, вып. 6. — С. 1102–1105.

Хен Г.В. Сезонная и межгодовая изменчивость вод Берингова моря и ее влияние на распределение и численность гидробионтов : автореф. дис. ... канд. геогр. наук. — М. : ВНИРО, 1988. — 24 с.

Шунтов В.П. Некоторые закономерности распределения черного и стрелозубых палтусов в северной части Тихого океана // Изв. ТИНРО. — 1971. — Т. 75. — С. 3–36.

Шунтов В.П. Распределение черного и стрелозубого палтусов в северной части Тихого океана // Тр. ВНИРО. Т. 58: Изв. ТИНРО. Т. 53. — 1965. — С. 155–163.

Шунтов В.П. Сезонное распределение черного и стрелозубого палтусов в Беринговом море // Тр. ВНИРО. Т. 70: Изв. ТИНРО. Т. 72. — 1970. — С. 391–401.

Alton M.S., Bakkala R.G., Walters G.E., Munro P.T. Greenland turbot *Reinhardtius hippoglossoides* of the eastern Bering Sea and Aleutian Islands region : NOAA Techn. Rep. NMFS. — 1988. — № 71. — 31 p.

Anderson M.J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance // Austral Ecology. — 2001. — Vol. 26, Iss. 1. — P. 32–46. DOI: 10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x.

Crampton J.S. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations // Lethaia. — 1995. — Vol. 28, Iss. 2. — P. 179–186. DOI: 10.1111/j.1502-3931.1995.tb01611.x.

Fairbairn D.J. Biochemical genetic analysis of population differentiation in Greenland halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) from Northwest Atlantic, Gulf of St. Lawrence, and Bering Sea // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1981. — Vol. 38(6). — P. 669–677.

Hammer Ø., Harper D.A.T. and Ryan P.D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis : Palaeontologia Electronica. — 2001. — Vol. 4(1). — 9 p.

Hubbs C.L., Wilimovsky N.J. Distribution and synonymy in the Pacific Ocean, and variation, of the Greenland halibut, *Reinhardtius hippoglossoides* (Walbaum) // J. Fish. Res. Board Can. — 1964. — Vol. 21, № 5. — P. 1129–1154. DOI: 10.1139/f64-101.

Iwata H., Ukai Y. SHAPE: a computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors // J. Hered. — 2002. — Vol. 93(5). — P. 384–385.

Kodolov L.S., Matveychuk S.P. Stock Condition of Greenland Turbot (*Reinhardtius hippoglossoides matsuurae* Jordan et Snyder) in the Northwestern Bering Sea // Proc. of the Intern. Symp. on North Pacific Flatfish. — Anchorage, 1995. — P. 451–466.

Sohn D., Clannelli L., Duffy-Anderson J.T. Distribution and drift pathways of Greenland turbot (*Reinhardtius hippoglossoides*) during early life stages in the eastern Bering Sea and Aleutian Islands // Fish. Oceanogr. — 2010. — Vol. 19(5). — P. 339–353.

Поступила в редакцию 28.08.17 г.

Принята в печать 23.10.17 г.