

На правах рукописи

ШЕЛЕХОВ

Владимир Анатольевич

**ЯПОНСКИЙ АНЧОУС ENGRAULIS JAPONICUS
(SCHLEGEL): ВОЗРАСТ, РОСТ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ
СТРУКТУРА**

03.02.06 – ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидат биологических наук

Владивосток - 2017

Работа выполнена в Лаборатории ихтиологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Национальный научный центр морской биологии» Дальневосточного отделения Российской академии наук

Научный руководитель

Иванков Вячеслав Николаевич,
доктор биологических наук, профессор

Официальные оппоненты:

Каев Александр Михайлович,
доктор биологических наук, старший научный сотрудник, зав. лабораторией гидробиологии Федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего профессионального образования Сахалинский государственный университет

Вдовин Александр Николаевич,
кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, ведущий научный сотрудник Лаборатории ресурсов дальневосточных и арктических морей, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр»

Ведущая организация

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН

Защита состоится «15» июня 2017 в 14:30 на заседании диссертационного совета Д 005.008.02 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Национальный научный центр морской биологии» Дальневосточного отделения Российской академии наук по адресу: 690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17, факс (423)2310900. Электронный адрес: inmarbio@mail.primorye.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке на сайте Национального научного центра морской биологии Дальневосточного отделения Российской академии наук
<http://www.wimb.dvo.ru/misc/dissertations/index.php/sovet-d-005-008-02/33-shelekhov-vladimir-anatolevich>

Автореферат разослан «___» _____ 2017 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Костина Елена Евгеньевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Японский анчоус - массовый промысловый вид рыб нерито-пелагического комплекса северо-западной Пацифики. Обладая достаточно сложной популяционной структурой, не изученной в настоящее время в полной мере, и растянутым периодом нереста практически по всему ареалу, он по многим вопросам своей биологии требует дальнейшего более детального изучения. Проблемой до сих пор остается разработка методики определения возраста японского анчоуса и возможности использования для этих целей различных регистрирующих структур.

Определение возраста является важной составной частью исследования биологии, в частности структуры популяций рыб. Без знания возрастного состава популяций промысловых рыб невозможно осуществлять контроль над их состоянием и прогнозирование формирования их запаса, что является одной из важнейших прикладных задач ихтиологии. Точное определение возраста необходимо для установления темпа роста и смертности рыб на различных этапах жизненного цикла. Данные показатели, в свою очередь, необходимы для оценки вклада каждого рассматриваемого поколения в формирование промыслового запаса и составления промыслового прогноза (Монастырский, 1940, 1952; Дементьева, 1971, 1976; Брюзгин, 1969; Никольский, 1974; Кушинг, 1979; Риккер, 1979; Бугаев, 1995).

Степень разработанности выбранной темы. В настоящее время разработано множество методик определения возраста, однако, наиболее часто применяемыми и достаточно точными остаются методы, использующие структуру костных и роговых элементов скелета, а также комбинирование методов (использование этих структур в сочетании с длиной и массой рыбы) (Чугунова, 1959; Мина, 1965; Брюзгин, 1969; Boehlert, 1985; Brothers, 1987; Pawson, 1990; Radtke, Hourigan, 1990).

Использование для определения возраста методик, хорошо зарекомендовавших себя для конкретного вида рыб, не всегда подходит для других, поскольку различия в их биологии непосредственно влияют на формирование регистрирующих структур. Метки на регистрирующих структурах рыб бореального и умеренного комплексов несут часто иную информационную нагрузку, чем у тропических (Pannella, 1974), а у проходных и полупроходных рыб имеются метки, несвойственные для чисто морских или пресноводных (Павлов и др., 2012). Кроме того, у каждого конкретного вида однотипные метки могут быть выражены с разной интенсивностью. Ограничения на использование тех или иных структур

накладывают также методики сбора, фиксации материала, а также цели исследований (Hedges et al., 2004).

Исследования японского анчоуса имеют большую историю (Амброз, 1930; Пушкарева, 1970; Hayashi, Kondo, 1957; Namiki et al., 2010 и др.), но постоянно появляющиеся новые данные о факторах, влияющие на рост отдельных особей, их регистрирующих структур, и целых популяций (некоторые из которых перечислены выше) заставляют искать новые подходы к разрабатываемым методикам исследования.

При большом разнообразии предложенных ранее методик определения возраста всегда остро стоит вопрос о пригодности той или иной из них для конкретных исследований с учетом, например, стадий онтогенеза и мест обитания объекта. Кроме того, методы исследований постоянно развиваются и обновляются, что вносит некоторые дополнительные трудности, связанные с сопоставлением и обобщением полученной ранее информации.

Целью работы является выяснение факторов (биотических и абиотических), оказывающих наибольшее влияние на формирование возрастной структуры популяций японского анчоуса, на формирование у него регистрирующих структур. Необходимо также исследование факторов методического плана, ограничивающих использование различных структур при определении возраста анчоуса на различных этапах онтогенеза. В исследовании **мы выделили следующие задачи:**

1. подробно рассмотреть особенности биологии японского анчоуса, в частности, размерно-возрастной состав скоплений и рост регистрирующих структур в различных частях ареала и на разных этапах онтогенеза;
2. выяснить наиболее эффективные методики определения возраста для конкретных исследований;
3. установить сопоставимость результатов определения возраста с помощью различных методик;
4. унифицировать уже имеющуюся информацию по возрастной структуре японского анчоуса с учетом полученных результатов.
5. выяснить основные причины, определяющие размерно-возрастную структуру популяций анчоуса в различных частях его ареала.

Научная новизна. 1) Впервые проведен сравнительный анализ определения возраста японского анчоуса с использованием разных регистрирующих структур и выявлены наиболее удобные и эффективные методы определения возраста на различных этапах онтогенеза, 2) Изучен рост отолитов, время и причины формирования на них зон с разной оптической проницаемостью (в том числе с помощью микроспектрометрии

КР (Рамановского рассеяния)), чешуи и пригодность этих структур для определения возраста японского анчоуса, 3) Впервые проанализированы дополнены и обобщены данные по размерной и возрастной структуре скоплений японского анчоуса на севере нагульного и нерестового ареалов за период с 1974 по 2004 гг. и предложена гипотеза, объясняющая формирование существующей размерно-возрастной структуры в разных частях ареала, 4) Проведена оценка биомассы анчоуса на основных нерестилищах и дан анализ ее динамики за период с 1978 по 1996 гг, и оценка биомассы зимующего и нагульного анчоуса с использованием траловых и акустических методов за период с 1984 по 2002 гг.

Практическая и теоретическая значимость. Результаты проведенных исследований и анализ работ других авторов в области популяционной структуры японского анчоуса позволили более точно представить особенности формирования его промыслового запаса. С учетом этого даются прогнозы промысловой обстановки в водах Российского Дальнего Востока, предложения по организации промысла и определяется возможный вылов для рыбодобывающих организаций.

Комплексный подход в изучении роста различных регистрирующих структур японского анчоуса позволил провести сравнительный анализ закономерностей их формирования в различных условиях обитания и в разные периоды онтогенеза. Удалось показать значительную погрешность в результатах определения возраста японского анчоуса с помощью анализа разных характеристик чешуи и отолитов. Выявлены методы, дающие наиболее точные результаты определения возраста, обладающие при этом высокой воспроизводимостью и наименьшей субъективностью результатов. Анализ изменчивости спектра комбинационного рассеяния (КР) неорганического компонента отолитов анчоуса, наряду с анализом структуры чешуи, позволил выдвинуть еще один довод в пользу представлений о масштабном перемешивании половозрелых особей внутри популяций японского анчоуса без образования устойчивых локальных популяций и субпопуляций.

Положения, выносимые на защиту:

1. Точное определение возраста японского анчоуса дает подсчет суточных микроприростов на отолитах (сагитта) как для молоди так и для половозрелых особей. Методы определения возраста, основанные на использовании промеров и меток на отолитах и чешуе, у японского анчоуса дают трудно сопоставимые результаты.

2. Наиболее пригодным оперативным методом определения возраста половозрелых особей японского анчоуса является метод с

использованием размерных характеристик сагитты, дающий наиболее близкие результаты с подсчетом микроприростов.

3. В нагульный период на севере ареала находятся половозрелые особи с различными моделями миграционной активности, реализованными в онтогенезе, очевидно рожденные в разных частях ареала, в разные сезоны нереста и мигрировавшие в северную часть ареала в разном возрасте. Это является, на наш взгляд, подтверждением масштабного смещения анчоуса в пределах ареала его популяций (тихоокеанской и япономорской) без образования устойчивых локальных популяций (субпопуляций).

4. Сезонные темпоральные группировки анчоуса на юге ареала представляю собой, *«возрастные биотипы»* - внутрипопуляционные временные группировки особей со сходными морфо-биологическими характеристиками.

Апробация работ. Основные результаты работы были представлены на: научных конференциях студентов, аспирантов и молодых ученых в ТИНРО-центре (Владивосток 1997), Дальневосточном государственном университете (ДВГУ) (Владивосток, 1997, 1998, 1999), Дальневосточном рыбохозяйственном университете (Дальрыбвтуз) (Владивосток, 1996), Симпозиумах и Совещаниях российских и японских специалистов, посвященных вопросам биологии, экологии и формирования запасов промысловых видов рыб северо-западной части Тихого океана (Владивосток, Ниигата, Иокогама, 1995, 1996, 1997, 1998, 1999), Региональном симпозиуме ECES (Пусан, 1997), отчетных сессиях ТИНРО-центра (Владивосток, 1995, 1996, 1997), ежегодной научной конференции ИБМ ДВО РАН (Владивосток, 2016).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 19 работа, в том числе 9 в реферируемых журналах, рекомендованных ВАК и 10 тезисов в материалах научных конференций.

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие в сборе материалов в составе экспедиций ТИНРО-центр, совместных экспедиций на иностранных НИС, промысловых судах в период с 1995 по 2004 гг. Автор лично проводил аквариальные эксперименты с личинками анчоуса на базе ТИНРО-центр о. Рейнеке, подготовку и обработку препаратов всеми использованными методами, статистическую обработку и анализ полученных данных, анализ и обобщение литературных данных и подготовку публикаций.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Объем работы 196 листов. Работа содержит 36 рисунков и 14 таблиц. В четырех

приложениях содержится 14 рисунков и 6 таблиц. Список литературы содержит 307 источников, в том числе 207 на иностранных языках.

Благодарности. Настоящая работа не могла быть выполнена без участия и содействия со стороны других специалистов. Использованный нами материал по распределению и биологии японского анчоуса собирался в течение нескольких десятилетий сотрудниками ТИНРО-центр, студентами и сотрудниками ДВГУ и Дальрыбвтуза. Хочется надеяться, что данная работа станет данью уважения их труду.

Особую благодарность хочу принести научному руководителю д.б.н, профессору Иванкову В.Н., вед. н.с. Лаборатории ихтиологии ИБМ ДВО РАН, д.б.н. Соболевскому Е.И., д.б.н. Беляеву В.А., заведующему Лабораторией Ихтиологии ИБМ ДВО РАН к.б.н. Баланову А.А., дирекции ТИНРО-Центр и, в частности, заместителю директора ТИНРО-центр к.б.н. Байталюку А.А. за содействие в сборе материалов, ценные советы и замечания, которые существенно помогли при подготовке данной работы.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

В первом разделе главы приведено подробное описание биологии и экологии японского анчоуса из многочисленных отечественных и зарубежных источников. Особое внимание уделено структуре ареала (рис.1.), размножению, развитию, росту и современным представлениям о популяционной структуре и структуре популяций.

Во втором разделе обобщены актуальные данные по методикам определения возраста рыб и исследования строения и роста возраст-регистрирующих структур. Приведены описанные в зарубежной литературе результаты исследований по росту и развитию отоликов и чешуи японского анчоуса.

Глава 2. Материал и методика исследования

Первый раздел главы посвящен методикам сбора и обработки материалов для описания распределения и биологии, расчета численности и продукции японского анчоуса

Для анализа особенностей распределения японского анчоуса на разных стадиях развития в различные сезоны и в разных популяциях по его ареалу нами использовались данные экспедиций научно-исследовательских судов ТУРНИФ и ТИНРО-центр за 1974-2004 гг., совместных экспедиций на японских научно-исследовательских и поисковых судах за 1996, 1997, 1998

гг., исследований на маломерных судах ТИНРО-центр в заливе Петра Великого с 1996 по 1998 гг., экспедиции на промысловом судне БАТМ «Бородино» в 1998 - 1999 гг., а также данные японских, корейских и российских авторов (Kondo, 1957; Funakoshi, 1992; Kim, 1988; Пушкарева, 1970; Дарда, 1968, и др.), японского рыбохозяйственного агентства (Japanese Fishery Agency, 1979, 1986) Для определения размерного состава анчоуса в уловах использовались массовые промеры (длина тела АС). Всего в период с 1980 по 2001 гг. на судах ТИНРО-центра было сделано 295 массовых промеров 39158 экз. анчоуса, в том числе 206 промеров (29773 экз.) в Тихом океане, 54 (6395 экз.) в Японском море и 33 (2747 экз.) в Охотском море (рис.2).

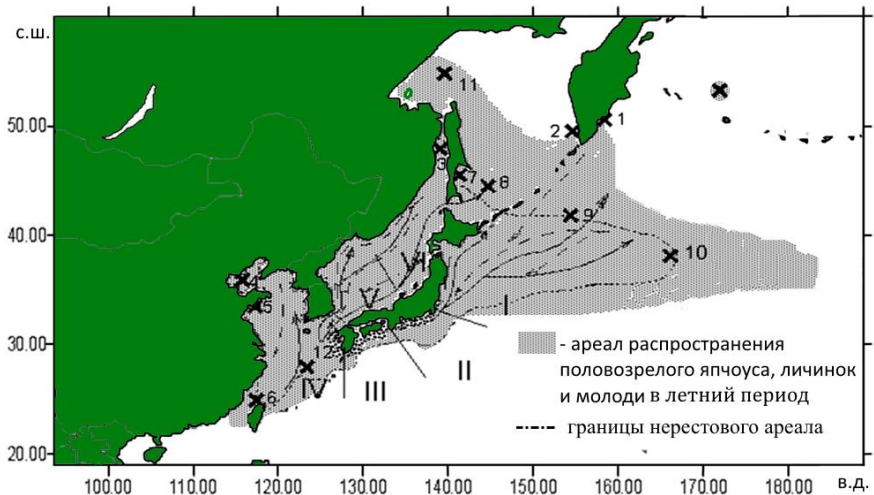


Рис. 1 Ареал японского анчоуса. * - достоверные случаи поимки половозрелого анчоуса, описанные в отечественных исследованиях, I-IV – стандартные районы учета продукции. икры и промысла в основных районах воспроизводства, принятые в Японии. Стрелками показаны направления нагульно-нерестовых и зимовальных миграций половозрелого анчоуса

Для более детальной оценки размерного, весового составов, соотношения полов и состояния гонад в период с 1974 по 2004 г. на судах ТИНРО-центра и на базе ТИНРО-центра на о. Рейнеке было проведено 198 биоанализов анчоуса (6439 экз.), в том числе возраст различными методами был определен у 1615 экз. анчоуса (786 с использованием отоликов и 1126 – с использованием чешуи) (табл.1).

Для оценки продукции икры применялись формулы предложенные Накай З. и Хаттори С. (Nakai, Hattori, 1962).

На основании данных о суточной продукции икры нами ежемесячно рассчитывалась нерестовая биомасса японского анчоуса. Для расчета использовалась формула Хенсена - Апштейна (Алексеев, Алексеева, 1988).

Второй раздел главы посвящен методам сбора материала для определения возраста (отолитов и чешуи) и их первичной обработки (табл. 1).

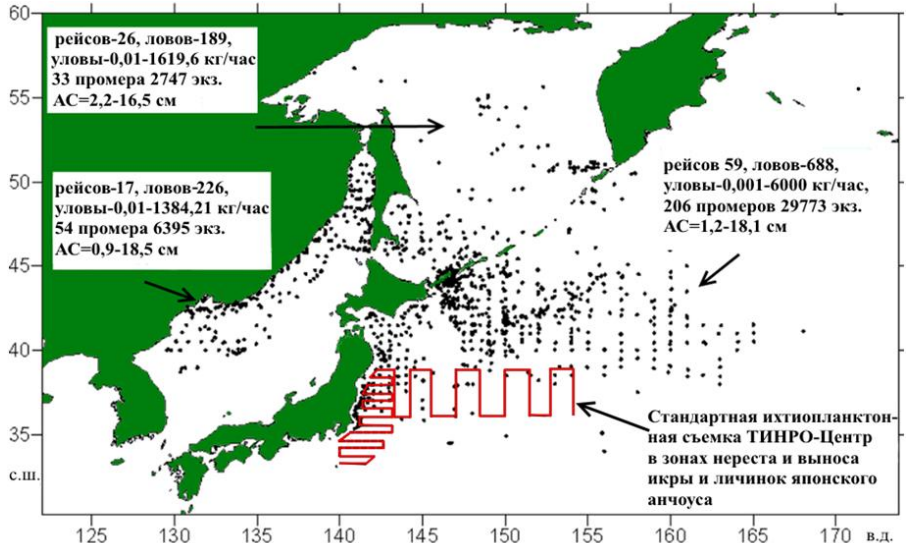


Рис. 2 Данные уловов, использованные для оценки распределения и размерного состава японского анчоуса в период с 1974 по 2004 гг.

В своей работе мы пользовались стандартными методами, описание в обзоре исследований отолитов рыб (Stevenson, Campana, 1992).

Отолиты в наших исследованиях в зависимости от размера использовались либо без обработки, либо после одно - или двусторонней их шлифовки. За число суточных приростов мы принимали среднее число из 4-5 подсчетов для каждого отолита.

Третий раздел главы посвящен методике определения возраста и особенностей роста личинок японского анчоуса из разных участков ареала (табл. 2).

Четвертый раздел главы посвящен методам, использованным для определения возраста половозрелого японского анчоуса

Учет суточных приростов на отолитах дает наиболее близкую к действительным значениям оценку возраста особей. Этот метод был неоднократно проверен как для личинок, так и для половозрелых особей с помощью мечения и аквариальных наблюдений и использовался нами как эталонный.

Материал, использованный при апробации различных методик определения возраста половозрелых особей японского анчоуса и описании их биологических показателей

Сроки сборов	Район работ	Тип орудия лова	Виды работ		
			Биоанализ, шт.	На возраст, шт.	
				отолиты	чешуя
ноябрь–декабрь 1991	35°59' - 44° 48' 140° 57' - 152° 11'	Разноглубинный трал	675	200	-
июнь 1993	б. Киевка	жаберная сеть	22		22
июль-август 1994	б. Киевка	жаберная сеть	183		181
июль-август 1995*	39°00' - 45°30' 147°30' - 165°02'	Разноглубинный трал	316	178	
июль-август 1995	б. Киевка	жаберная сеть	289		288
июль 1996*	Амурский залив	ставной невод	150	150	119
август 1996	Зал. Посъет	жаберная сеть	134		134
июль-август 1997*	Амурский залив	жаберная сеть	79	37	78
июль-август 1997	б. Киевка	жаберная сеть	118		75
август 1997*	40°30' - 43°00' 144°00' - 146°45'	сайровая ловушка	86	86	86
июнь 1999	б. Киевка	жаберная сеть	95		88
июль 2004*	Амурский залив	жаберная сеть	135	135	55

*- материалы, собранные при непосредственном участии автора

Для определения возраста японского анчоуса, помимо подсчета микроприростов, мы отработывали 3 различных метода и 4 их модификации: Метод 1. и 1.1 Использовали измерения длины отолита либо его наибольшего радиуса.

Предварительное разделение возрастных классов проводили по ранжированным рядам измерений длины или радиуса сагитты, на которых в качестве границ между возрастными классами использовали наибольшие расстояния между соседними отолитами в этих рядах.

Таблица 2

Сборы личинок японского анчоуса, проведенные для исследований характеристик их роста и особенностей формирования у них отолитов.

Наблюдательный пункт	Район работ	Тип орудия лова	Сроки работ	Кол-во, шт
НИС «Проф. Кизеветтер»	33°00' - 39°00' 140°00' - 153°30'	Конусные сети ИКС-80, Маручи-Ами, Бонго	май-июль, 1995	73
Боты «Кальмар», «Эдулис»	42°57' - 43°13' 131°36' - 132°01'	Конусная сеть ИКС-80	июль-август, 1996	100
НИС «Мидзунаги-мару»	37°00' - 37°30' 136°30' - 137°30'	Конусная сеть 80RN (ИКС-80)	май 1998	100
Боты «Кальмар», «Эдулис»	42°57' - 43°13' 131°36' - 132°01'	Конусные сети ИКС-80, ИКС-50	июль-август, 1998	100

Метод 2. Основывается на учете заметных, чередующихся зон с различной оптической плотностью, которые интерпретируются как сезонные (зимовальные) кольца.

Метод 2.1. Кроме зон, которые мы определяли как годовые, на отолитах японского анчоуса регулярно встречаются и другие зоны, по своей отчетливости часто сравнимые с годовыми. По ним мы произвели разделение выборок на возрастные группы в зависимости от общего количества отмеченных нами зон, в соответствии с выявленными закономерностями их формирования.

Метод 2.2. Учитывая, что толщина отолита может оказывать существенное влияние на визуальную различимость и положение гиалиновых и опаковых зон, ассоциируемых с сезонными метками, мы попытались объективизировать их учет. Для этого приборно определяли оптическую проницаемость шлифа отолита от ядра до заднего края. По полученным значениям строились графики оптической проницаемости, на которых пики указывали положение гиалиновых зон, а впадины – опаковых.

Подсчет и измерение сезонных колец и склеритов на чешуе проводился под бинокулярным микроскопом на препаратах, изготовленных по стандартной методике.

Метод 3. «Годовые метки» на чешуе наиболее часто использовались ранее для определения возраста японского анчоуса

Метод 3.1. В качестве модификации этого метода мы опробовали для анчоуса способ выявления годовых циклов роста чешуи по рядам межсклеритных расстояний – склеритограммам

Для исследования жизненного цикла японского анчоуса мы использовали анализ химического состава отолитов (пятый раздел главы).

Мы провели анализ распределения неорганического вещества отолита вдоль оси его роста с помощью романовского микроспектрометра (in Via Reflex, Renishaw, объединённого с микроскопом падающего света Leica DM2500M), что дает представление о условиях развития анчоуса. Методом обратного расчисления от даты поимки по суточным микроприростам мы определяли положение зон с различным содержанием арагонита. Это позволило нам предположить особенности миграций исследуемых особей в течение их жизненного цикла.

Шестой раздел главы посвящен Методикам верификации возраста и оценки точности его определения

С целью выяснения источников ошибок и их значимости при определении возраста с использованием разных регистрирующих структур и различных методик мы проводили повторные измерения всех интересующих

нас параметров отолитов, чешуи и повторное определение возраста каждой особи.

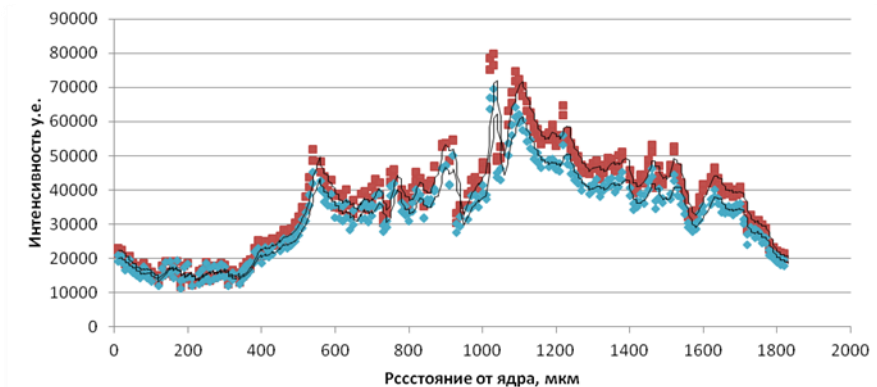


Рис. 3. Изменение интенсивности полосы 1085 см^{-1} КР спектра вдоль оси от центра к заднему краю отолита (особь с длиной тела $AC=13\text{ см}$), в режиме StreamLine с шагом 10 мкм (5-е и 6-е последовательные сканирования).

Для вычисления ошибки, опробованных нами методов определения возраста анчоуса, мы использовали формулу, предложенную Чангом В. (Chang, 1982).

Точность каждого метода определения возраста нами оценивалась исходя из соответствия их результатов данным подсчета микроприростов. Анализировалось также соответствие биологических и морфологических показателей особей в выделяемых возрастных группах показателям, предсказываемым для данных возрастных классов полученными нами уравнениями роста анчоуса. Привлекались также данные по линейному и весовому росту анчоуса в разных частях ареала и разные периоды жизни из ранних исследований (Kim, 1988; Funakoshi, 1992, и др.).

Обработка данных выполнена с использованием программ Microsoft Excel 2007, Statistica 6.0, Surfer 8.

Глава 3. Формирование отолитов, чешуи и рост японского анчоуса

У личинок японского анчоуса к моменту выклева закладываются только две пары отолитов *sagitta* и *lapillus*. Характер их роста у личинок анчоуса различался. На сагитте в процессе роста формируются хорошо различимые суточные микроприросты, на лапиллусе визуальными различимыми микроприросты не имеют четко выраженной суточной периодичности в их закладке. Астерискус закладывается в утрикулусе при переходе к стадии малька, но уже к году он превосходит по размерам лапиллус (рис.4).

Визуально различимые микроприросты на сагитте анчоуса утрачивают истинно суточную периодичность закладки в периоды неблагоприятные для развития (зимовке), а при улучшении условий, суточная периодичность формирования восстанавливается. В неблагоприятные периоды сагитта продолжает расти по данным аквариальных наблюдений в среднем на 0,5 мкм/сут. (Namoki et al., 2010), что позволяет довольно точно восстанавливать возраст даже после нескольких периодов замедленного роста.

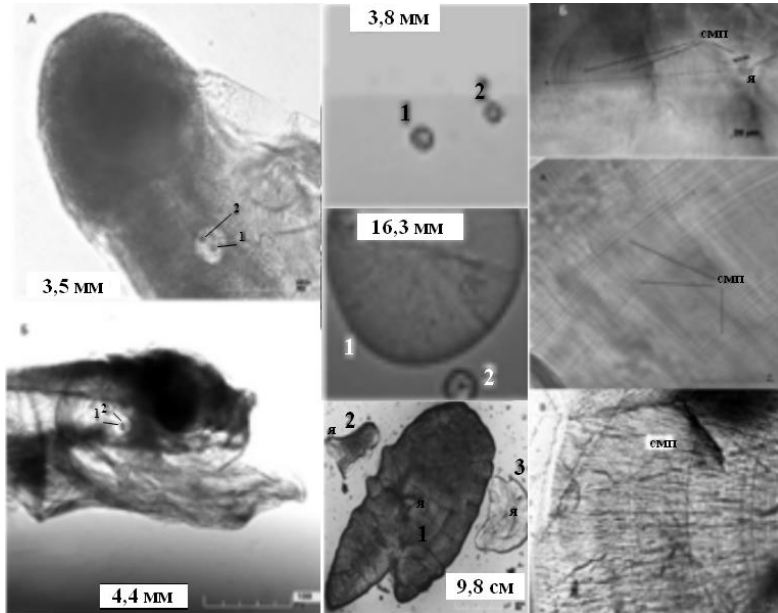


Рис. 4. Отолиты японского анчоуса у а) личинок и б) постличинок. 1 – сагитта, 2 – лапиллус, 3- астерискус. Изменение размеров и формы отолитов в процессе роста за счет формирования суточных микроприростов (смп), я- ядро отолитов.

Анализ роста личинок анчоуса в различных частях Японского моря показал, что модели роста личинок в них близки. Для выборок из северной части Японского моря, характерно замедление в росте личинок в возрасте около 1 месяца. В выборке с тихоокеанского побережья о. Хонсю личинки имели более высокий темп роста, чем из Японского моря без выраженного замедления в месячном возрасте.

Дисперсия длины тела во всех выделенных нами возрастных классах для личинок из Тихого океана была выше, чем для личинок из Японского моря.

За первый год жизни анчоус вырастает примерно на 2/3 от максимальной длины тела, далее темпы его линейного роста сильно

снижаются. Максимальная продолжительность жизни превышает 4 года. Предельные значения длины тела АС около 19,5 см.

Одновозрастные половозрелые особи япономорской популяции, мигрирующие на нагул в северную часть ареала, отличаются от особей тихоокеанской популяции несколько более крупными размерами и более высоким, по нашим расчетам, темпом роста после достижения половой зрелости. Для анчоуса япономорской популяции значения коэффициентов уравнения Берта-Ланфи при определении возраста с точностью до месяца $L_{\infty}=194,73$, $k=0,051$, $t_0=-1,022$, $R^2=0,96$, для тихоокеанской популяции, при $L_{\infty}=190,73$, $k=0,004$, $t_0=2,209$, $R^2=0,87$.

Чешуя японского анчоуса начинает формироваться после завершения личиночной стадии развития в возрасте около 1,5-2 месяцев, при достижении длины 3,5-4 см. На первом году жизни по нашим расчетам периодичность закладки склеритов составляет в среднем около 6 дней. На втором году жизни в среднем - 8 дней, а на третьем году - 12 дней.

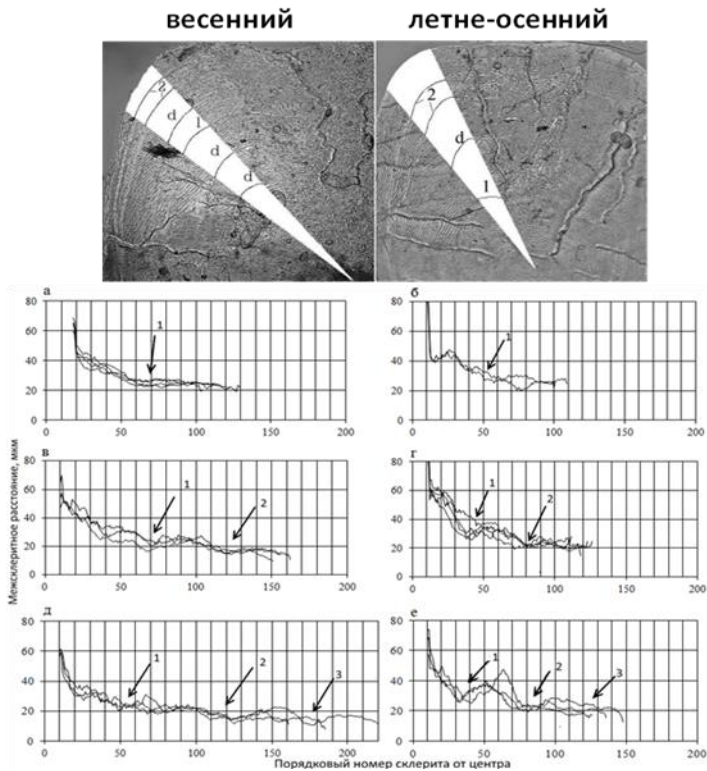


Рис. 5. Чешуя японского анчоуса и склеритограммы весеннего и летне-осеннего типа с положением зимовальных сужений склеритов.

Закладка годовых меток на чешуе анчоуса в Японском море, по нашим расчетам, происходит в первой половине осени, а в Тихом океане в ноябре и относится ко времени начала зимовальной миграции, которая происходит у анчоуса в связи с похолоданием в районах нагула. Различия в сроках закладки годовых меток между особями из Тихого океана и Японского моря, на наш взгляд, хорошо согласуются с отмеченными нами различиями в динамике температуры поверхностных вод этих районов.

Анализ склеритограмм показал, что анчоус в наших выборках достаточно отчетливо разделяется на 2 группы. Данные группы отличаются друг от друга положением первого значительного сужения межсклеритных расстояний (рис.5). Оба этих типа чешуи обнаруживаются во всех размерных группах рыб и, вероятнее всего, соответствуют двум сезонным нерестовым группировкам анчоуса: весенней с пиком нереста в мае-июне и летне-осенней с пиком нереста в августе-сентябре. В выборках на севере ареала преобладали рыбы с «весенним» типом. Среди особей в возрасте около года доля рожденных осенью была менее 10%, среди трехлеток - около 30%, четырехлеток – более 40%, а у пятилеток – до 100%.

Глава 4. Сопоставимость определения возраста японского анчоуса с помощью различных регистрирующих структур и методов

Размерные характеристики отоликов (полная длина или радиус), использование которых для определения возраста рыб предлагалось уже давно (Templeman, Squires, 1956), на наш взгляд, оказались наиболее применимы для определения возраста японского анчоуса. Их измерения можно проводить с достаточно малой ошибкой, а воспроизводимость результатов гораздо выше, чем у методов, использующих различные метки на чешуе и отоликах. Ранговый коэффициент корреляции Спирмана (Гмурман, 2004) для первого метода в сравнении с возрастом определенным по микроприростам давал наиболее высокие значения (от 0,68 до 0,94 в выборках различных лет). Для методов, использующих учет зон на отоликах его значения были -0,03 - 0,37.

Методика определения возраста по чешуе давала заниженный средний возраст в выборках по сравнению с определением по отоликам. Процент особей, для которых результаты определений не совпали, был достаточно велик, и корреляция между определениями оказалась очень низкой (0,2-0,3), а для данных 1996 г. даже отрицательной.

Результаты применения одних и тех же методов определения возраста для анчоуса япономорской и тихоокеанской популяций заметно

расходились. Также различалась и степень сопоставимости результатов определения разными методами внутри этих популяций.

Все это приводит нас к необходимости принятия унифицированных методик определения возраста для японского анчоуса. В качестве такой методики для ранних стадий развития, включая личиночную и мальковую, на данный момент можно предложить только подсчет суточных колец на саккулярном отолите (сагитте). Для старших возрастных групп японского анчоуса подсчет микроприростов также дает наиболее точные результаты, однако, он крайне трудозатратный и, поэтому наиболее приемлемым по оперативности и точности является метод использующий измерения отолитов с дальнейшей графической интерпретацией рядов распределения этого показателя.

Глава 5. Биология японского анчоуса и особенности динамики численности его популяций

На основании имеющихся у нас данных исследований мы постарались более полно проработать вопросы, касающиеся популяционной организации и биологии японского анчоуса во всех частях его ареала.

Достаточно объективную информацию о состоянии популяций и миграциях японского анчоуса в южной части его ареала, дают результаты масштабных ежегодных икорных съемок, проводимых различными научными учреждениями Японии практически вдоль всего ее побережья на протяжении почти 20 лет (Mori et al., 1988; и др.), и данные о результатах его промысла в различных префектурах Японии (Japanese Fishery Agency, 1979, 1986).

Анализируя помесечное распределение продукции икры японского анчоуса на основных нерестилищах у побережья Японских островов, мы пришли к выводу, что миграционная стратегия тихоокеанской и япономорской популяции несколько различается.

Нерестовая активность весной в япономорской популяции нарастает постепенно с юга на север, что следует не только из интенсивности нереста по районам съемок, но и из удельной продукции икры, исходя из количества выполненных станций.

Результаты оценки биомасс половозрелого анчоуса на основных нерестилищах в основных зонах нагула на севере-ареала позволяют говорить о масштабных миграциях половозрелого анчоуса в зоны нагула. Практически весь анчоус старше года активно мигрирует в летний период в зону смещения в Тихом океане, на север Японского и Желтого морей (рис.6).

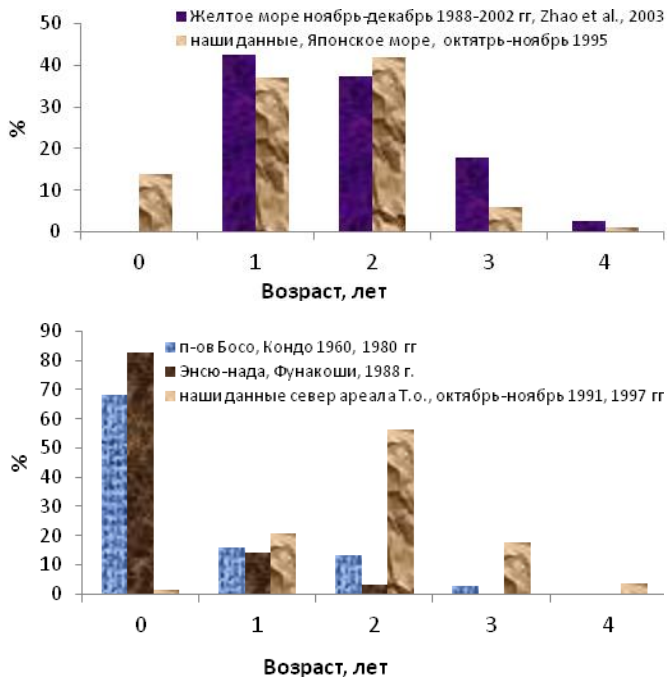


Рис.6 Соотношение возрастных групп половозрелого анчоуса в его скоплениях в зонах нагула (север Японского моря и Тихий океан), зимовки (юг Желтого моря) и на основных нерестилищах (п-ов Босо, Энсю-нада) в осенне-зимний период разных лет.

Анализ районов зимовки, нагула и нереста в ареале японского анчоуса, динамики численности позволяет говорить о двух популяциях: япономорской и тихоокеанской, которые выделялись и ранее многими исследователями (Кондо, 1969, Фунакоши, 1998, и др.).

Все ранее предпринимавшиеся попытки выделения субпопуляций анчоуса на основании морфологических характеристик, а также генетических признаков не принесли положительных результатов. Например исследования в разных частях ареала в Желтом, Восточно-Китайском и Японском морях (Kim et al. 2004, Zi-Niu et al. 2005), показывали генетическую однородность выловленного там анчоуса.

Отсутствуют также убедительные доказательства существования субпопуляций, выделенных по топографическому принципу с ареалами, ограниченными мысами и полуостровами.

Основополагающий принцип какого-либо внутривидового подразделения подразумевает обособленность воспроизводства группировок, наличие характерной для них собственной динамики численности. Однако

попытки проводить подразделения без учета данного принципа продолжаются и в настоящее время. Например, С. Фунакоси (1988, 1992) ориентируясь в основном на районы наиболее активного, практически круглогодичного нереста, предложил подразделение анчоуса на «локальные популяции», но термин «локальная популяция» в данном случае теряет свой первоначальный смысл. Исходя из этого, мы предложили ввести для описания экологических групп японского анчоуса, формирующих сезонные нерестовые группировки на его основных нерестилищах термин «возрастной биотип». *«Возрастной биотип»* – это характеризующаяся определенным местом обитания, сроками нереста, возрастным составом и миграционным поведением внутривидовая группировка половозрелого анчоуса.

У японского анчоуса мы выделяем два таких биотипа: весенненерестующий анчоус в возрасте от 1+ до 3+, широко мигрирующий в период нагула по всему ареалу и летне-осенненерестующий анчоус в возрасте 0+ - 1+, тяготеющий к закрытым бухтам и заливам на юге ареала.

Сеголетки анчоуса встречаются и на северных границах ареала и в зоне выселения в открытом океане в годы высокой численности, как за счет расширения в эти области нерестового ареала летом, так и за счет выноса с основных нерестилищ. Однако, их количество несравнимо меньше, они не участвуют в нересте на первом году жизни. К началу зимовальной миграции возрастная структура скоплений анчоуса на севере ареала резко отличается от структуры скоплений в районе основных нерестилищ.

В возрасте старше года особи разных сезонов выклева и из разных участков ареала активно перемешиваются в зимовальных и нагульно-нерестовых скоплениях, что косвенно (помимо присутствия там особей с двумя выделенными нами типами склеритограмм) подтверждается и проведенным нами анализом изменения соотношения компонентов вещества отолитов в онтогенезе отдельных особей, выловленных в период нагула на севере ареала (зал. Петра Великого).

Термин «сезонные расы», к которому прибегали ранее и для описания сезонных нерестовых группировок японского анчоуса (Takeshita, Tsukahara, 1971), относится к надпопуляционному уровню организации вида, в то время как весенне- и летне-осенненерестующий анчоус - внутривидовые временные группировки, не отвечающие необходимому для более высокого уровня признаком самовоспроизводства.

Заключение

В главе формулируются и обобщаются результаты проведенного исследования в соответствии с поставленными целями и положениями, вынесенными на защиту.

Сложная система миграционных процессов разных возрастных групп и растянутость нерестового периода приводят к формированию сложной размерно-возрастной структуры скоплений и трудно интерпретируемой структуры отолитов и чешуи японского анчоуса. Эти факторы обуславливают слабую выраженность мод в размерных и весовых рядах уловов анчоуса, когда там присутствует смесь возрастных групп, начиная с двухлеток. Наиболее это выражено в период зимовки.

Проведенные нами исследования показали, что методы определения возраста по размерам отолитов и количеству сезонных меток на отолитах и чешуе имеют различную точность и не дают однозначных результатов.

Воспроизводимость результатов при определении возраста по сезонным меткам на отолитах была довольно низкой.

Широко используемая большинством японских и российских исследователей методика определения возраста по чешуе (Hayashi, Kondo, 1957) дает результаты, значительно хуже воспроизводимые при повторных определениях, чем по размерам отолитов.

Результаты одних и тех же методов определения возраста для анчоуса япономорской и тихоокеанской популяций заметно расходились. Также различалась и степень сопоставимости результатов определения разными методами внутри этих популяций.

Все это приводит нас к необходимости принятия унифицированных методик определения возраста для японского анчоуса. В качестве такой методики для ранних стадий развития, включая личиночную и мальковую, на данный момент можно предложить только подсчет суточных колец на саккулярном отолите (сагитте), который хорошо зарекомендовал себя и в ранее проведенных работах (Tsuji, Aoyama, 1984, Watanabe, Kuji, 1991; Takahashi et al., 2000; Takasuka, Aoki, 2006 и др.). Для старших возрастных групп японского анчоуса подсчет микроприростов также дает наиболее точные результаты (Namiki et al., 2010), однако, он крайне трудозатратный и, поэтому наиболее приемлемым остается метод использования измерения отолитов с дальнейшей графической интерпретацией рядов распределения этого показателя.

Анализ районов зимовки, нагула и нереста в ареале японского анчоуса позволяет выделить две популяции: япономорскую и тихоокеанскую. К этой точке зрения склонялись многие зарубежные исследователи (Hayashi, 1961; Ogawa, Nakahara, 1979; Funakoshi, 1992 и др.)

Одновозрастные половозрелые особи япономорской популяции, мигрирующие на нагул в северную часть ареала, отличаются от особей тихоокеанской популяции несколько большими средними размерами и более высоким, по нашим расчетам, темпом роста после достижения половой зрелости.

Популяционная структура японского анчоуса, на наш взгляд, несет в себе проявления характерной для некоторых видов экологической и географической разобщенности старших и младших (сеголеток и годовиков) возрастных классов.

Мы предложили ввести для описания экологических групп японского анчоуса, формирующих сезонные нерестовые группировки на его основных нерестилищах термин «возрастной биотип». «Возрастной биотип» – это характеризующаяся определенным местом обитания, сроками нереста, возрастным составом и миграционным поведением внутривидовая группировка половозрелого анчоуса.

У японского анчоуса мы выделяем два таких биотипа: весенненерестующий анчоус в возрасте от 1+ до 3+, широко мигрирующий в период нагула по всему ареалу и летне-осенненерестующий анчоус в возрасте 0+ - 1+(частично), тяготеющий к закрытым бухтам и заливам на юге ареала.

Выводы

1. Исследование различных методов определения возрастной структуры популяций японского анчоуса показало, что наиболее подходящим является определение возраста по отолитам. Наиболее точные результаты давал подсчет суточных микроприростов как для молоди, так и для половозрелых особей.
2. Методом, пригодным для оперативного определения возраста половозрелых особей японского анчоуса является метод с использованием размерных характеристик саккулярного отолита - сагитты (наибольшая длина), дающий наиболее близкие результаты с подсчетом микроприростов на сагитте. Три использованных нами метода определения возраста с четырьмя их модификациями, основанные на использовании отолитов и чешуи, у японского анчоуса зачастую дают трудно сопоставимые результаты.
3. Использованный нами метод анализа изменчивости состава вещества отолитов по мере их роста позволил в сочетании с определением возраста и сезона выклева по микроприростам на отолитах выявить в выборке из зал. Петра Великого особей с различными моделями миграционной активности, реализованными в онтогенезе. Это является

(наряду с присутствием в выборках особей с весенним и осенним типами склеритограмм) подтверждением масштабного смешения половозрелого анчоуса в пределах ареала его популяций и отсутствия устойчивых локальных популяций (субпопуляций).

4. Японский анчоус подразделяется на две популяции: япономорскую и тихоокеанскую. Выделяются два основных района нереста, разобщенных географически: 1) район Восточно-Китайского и Японского морей к югу от залива Тояма; 2) тихоокеанский район у юго-восточного побережья о-вов Кюсю, Сикоку и Хонсю. Смешение анчоуса этих районов ограничено не только в период нереста, но и в период нагула за счет миграций в разных системах течений.
5. Помимо основных нерестилищ, где нерест может идти практически круглогодично (обычно за исключением декабря-января), анчоус активно нерестится в летний период практически по всему ареалу вплоть до о. Сахалин на севере и 165° в.д. на востоке. На юге выделяются два пика нереста: в конце весны - начале лета и в конце лета – начале осени, на севере ареала нерест идет только летом.
6. Протяженные нагульно - нерестовые миграции характерны лишь для анчоуса старших возрастных групп, особи которых могут принимать участие в нересте весной на юге ареала, а летом продолжать нереститься по мере продвижения на север. Молодь анчоуса на юге ареала держится в основном у побережья в закрытых заливах и бухтах, где нагуливается и может принимать участие в нересте уже на первом году жизни.
7. Сезонные темпоральные и возрастные группировки анчоуса на юге ареала представляю собой, по нашему мнению, «возрастные биотипы» - внутрипопуляционные временные группировки особей со сходными морфо-биологическими характеристиками.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах, рекомендованных ВАК:

1. Шелехов В.А., Иванков В.Н. Возрастная структура и рост японского анчоуса *Engraulis japonicus* в северо-западной части Японского моря // Вopr. Ихтиологии, 1997. Т. 37, № . С. 497-505.
2. Шелехов В.А. Особенности роста отолитов у двух видов рыб отряда Clupeiformes (японский анчоус и коносир) на личиночной стадии развития // Изв. ТИНРО, 2000. Т. 127. С. 160-165.
3. Шелехов В.А. Формирование отолитов у предличиночек длиннорылой камбалы (*Limanda punctatisima punctatisima*) в условиях

аквариумного эксперимента // Вопр. ихтиологии, 2002. Т. 42. № 4. С. 512-518.

4. Шелехов В.А. К вопросу о темпе роста и продолжительности жизни *Diaphus theta* Eigenmann et Eigenmann (Myctophiformes, Myctophidae) // Вопр. ихтиологии, 2004. Т. 44. № 5. С. 661-668.

5. Шелехов В.А., Байталюк А.А. Изменчивость микроструктура отолитов тихоокеанской сайры *Cololabis saira* (Brewoort) (Beloniformes, Scomberesocidae) и ее использование для определения возраста // Вопр. ихтиологии, 2001. Т. 41. № 5. С. 637-645.

6. Байталюк А.А., Шелехов В.А. Уточнение возрастной структуры сайры Японского моря с помощью анализа микроструктуры отолитов // Вопр. ихтиологии, 2002. Т. 42. № 4. С. 519-527.

7. Дударев В.А., Байталюк А.А., Мокрин Н.М., Шелехов В.А. Современное состояние сырьевой базы рыболовства в северо-западной части Японского моря // Вопросы рыболовства, 2004. Т. 5. № 3(19). С. 405-417.

8. Найдено С.В., Байталюк А.А., Мокрин Н.М., Шелехов В.А. Современный статус нектонного сообщества верхней эпипелагиали северо-западной части Японского моря // Рыбное хозяйство. 2005. № 3. С. 34-36.

9. Панченко В.В., Шелехов В.А. Возраст и рост нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* (Cottidae) в водах южного Приморья (Японское море) // Вопр. ихтиологии, 2007. Т. 47. № 2. С. 228- 237.

Работы в материалах конференций

10. Шелехов В.А. Особенности распределения икры и личинок пелагических видов рыб у северо-восточного побережья о. Хонсю на примере японского анчоуса (май – июнь 1995 г.) // Сборник докладов юбилейной научной конференции. – Владивосток: Дальрыбвтуз, 1996. С. 174-176.

11. Шелехов В.А. Формирование отолитов у личинок японского анчоуса, *Engraulis japonicus*, и их использование для определения возраста // Тезисы докладов Всероссийской конф. молодых ученых 21-23 мая 1997 – Владивосток: ТИНРО-центр, 1997. С. 78.

12. Шелехов В.А. Методические особенности определения возраста японского анчоуса из траловых уловов // Тезисы региональной естественно-научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых, Владивосток, 1997б. С. 22.

13. Shelekhov V.A., Davidova S.V. Dynamics of the spawning and feature of distribution of the eggs and larva of the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, in the summer period in the northwestern part of Great Peter Bay (Primorie coast) // ECES, 14-15 October, Pusan, 1997. P. 51-52.

14. Шелехов В.А., Сурина О.М. Сравнительный анализ точности различных методов определения возраста японского анчоуса // Тезисы докладов Региональной конференции по актуальным проблемам морской биологии и экологии (ДВГУ). - 2-3 октября 1998 г. - Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1998. С. 127-128.

15. Шелехов В.А. Рост регистрирующих структур (чешуи и отолитов) у японского анчоуса и их использование для определения возраста // Тез. докл. региональной конф. по актуальным проблемам морской биологии и экологии и биотехнологии студентов, аспирантов и молодых ученых. – 4-5 ноября 1999 г. – Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1999. С. 166-167.

16. Шелехов В.А., Багинский Д.С. О случае нахождения беззубых особей *Anotopterus nikparini* (Anotoptoridae, Aulopiformes) в районе Южных Курил // Тез. докл. региональной конф. по актуальным проблемам морской биологии и экологии и биотехнологии студентов, аспирантов и молодых ученых. – 4-5 ноября 1999 г. – Владивосток: Изд-во ДВГУ, 1999. С. 165-166.

17. Savinykh V.F., Davidova S.V., Naydenko S.V., Baytaluk A.A., Khen G.V., Zuev M.A., Shevtsov G. A. Shelekhov V.A. Latitudinal changes of plankton and nekton biomasses in the western transition zone // XII Annual meeting, PICES PRESS, Seoul, October 10-18, 2003. P. 81.

18. Baytalyuk A.A., Shelekhov V.A. Age and growth of pacific saury, features of the stock structure in the different areas // Proceedings of the workshop on new progress in the stock assessment and related biological characteristics of Pacific saury (*Cololabis saira*), Tohoku. 2004. P. 117-125.

19. Шелехов В.А., Хен Г.В., Самко Е.В., Сезонное распределение нектона в эпипелагиали субарктического фронта северо-западной части тихого океана // XIII международная конференция по вопросам промысловой океанографии, Светлогорск, Калининградская обл., 12-17 сентября 2005. - Калининград : Изд-во АТЛАНТНИРО, 2005. – С. 278.

ШЕЛЕХОВ

Владимир Анатольевич

ЯПОНСКИЙ АНЧОУС ENGRAULIS JAPONICUS
(SCHLEGEL): ВОЗРАСТ, РОСТ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ
СТРУКТУРА

03.02.06 – ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидат биологических наук