

Среда обитания водных
биологических ресурсов
Диагноз и прогноз условий среды
обитания гидробионтов

УДК 574.52 (265.54)

**Рикеровский анализ динамики численности
двух популяций минтая в Японском море**

Ю.И. Зуенко, В.А. Нуждин

Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»), г. Владивосток

E-mail: zuenko_yury@hotmail.com

Рассмотрены изменения состояния двух популяций минтая Японского моря, нерестящихся у побережий Приморья и Хоккайдо, в течение нескольких последних десятилетий. Межгодовая динамика воспроизводства обеих популяций соответствует зависимости «пополнение-запас», описываемой кривой Рикера, которая определяет максимальное пополнение при некоторой оптимальной величине запаса, равной экологической ёмкости биотопа для данного вида, и ухудшение воспроизводства при запасах ниже или выше этой величины. При этом отмечено, что параметры кривой Рикера неустойчивы во времени и их изменения в последние десятилетия привели к ухудшению воспроизводства обеих популяций и снижению их запасов, с наиболее резким падением запасов в начале 1990-х гг. По данным собственных исследований и литературным данным установлено, что причиной этих изменений в обоих случаях являются климатические изменения в Японском море, связанные с ослаблением зимнего муссона. Однако механизмы влияния климатических изменений на две исследованные популяции минтая различны: воспроизводство хоккайдской популяции ухудшается из-за выноса икры и личинок за пределы Японского моря в условиях усиления Цусимского течения, что в терминах кривой Рикера выражается как снижение популяционной плодовитости, а воспроизводство приморской популяции ухудшается из-за неблагоприятных для минтая перестроек в местной экосистеме, находящейся на южной периферии субарктической зоны, в условиях роста температуры воды, что в терминах кривой Рикера выражается как сокращение экологической ёмкости биотопа для минтая (примерно с 150 тыс. т практически до нуля). Примечательно, что экологическая ёмкость биотопа хоккайдского минтая, находящегося на северной периферии субтропической зоны, не сокращается, а в условиях усиления Цусимского течения даже несколько выросла (до 500 тыс. т). Обсуждаются особенности влияния климатических изменений в сторону потепления на субарктические и субтропические экосистемы.

Ключевые слова: минтай *Theragra chalcogramma*, кривая Рикера, экологическая ёмкость биотопа, популяционная плодовитость, потепление климата, Японское море.

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-180-156-173

ВВЕДЕНИЕ

Поиск механизмов флуктуаций численности природных популяций рыб с целью прогнозирования величины их запасов яв-

ляется одной из основных задач морской биологии и промысловой океанологии. За несколько последних десятилетий минтай *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814) (или

Gadus chalcogrammus, как он в последние годы определяется некоторыми зарубежными учёными) в Японском море превратился из доминирующего в субарктической экосистеме во второстепенный вид со значительным снижением промыслового запаса. Так, годовой вылов минтая Восточно-Корейского залива в водах Южной Кореи в 1980-е гг. превышал 100 тыс. т, но в 2000-х гг. промысел по существу прекратился [Фадеев, Веспестад, 2001; Булатов, 2006]. Существенно уменьшился вылов минтая также у берегов Северной Кореи, России и Японии (рис. 1).

В Японском море традиционно выделяется четыре изолированных центра воспроизводства минтая (рис. 2), которые, следуя Н.С. Фадееву [2009], соответствуют 4 крупным популяциям: хоккайдской, западносахалинской, приморской и восточнокорейской (хотя статус западносахалинского стада дискутируется). Они отличаются как различными сроками нереста, так и межгодовой динамикой пополнения и величины запаса. Наличие в Японском море столь большого числа популяций минтая по сравнению с Охотским и Беринговым морями, по-видимому, обусловлено большим разнообразием условий среды, поскольку через Японское море проходит планетарный Субарктический фронт, разделяющий его на сектора с субарктической и субтропической

структурой вод, причём минтай обитает в обоих секторах.

Каждая популяция минтая имеет собственную динамику запасов, определяемую в основном появлением урожайных поколений, которые в разных популяциях появляются в разные годы. Тем не менее, наиболее общие черты динамики запасов у всех четырёх популяций сходны, что подразумевает наличие какого-то мощного крупномасштабного фактора, влияющего сразу на все популяции. Г.М. Гаврилов [1986] высказал предположение, что необходимым условием высокой численности минтая для всех япономорских популяций является «общее похолодание». Эта гипотеза казалось бы подтверждается современными изменениями в сторону сокращения численности всех популяций, которые совпадают с тенденцией увеличения температуры воды в масштабе всего моря и вообще в глобальном масштабе. Однако многочисленные попытки определить конкретный механизм воздействия термических условий на воспроизводство минтая не были успешными [Безлюдный, Чупышева, 1979; Зверькова, 1981; Гаврилов, Безлюдный, 1986; Шунтов и др., 1993; Зверькова, 2003; Wespestad et al., 2000 и др.]. Постепенно сложилось понимание, что популяции минтая взаимодействуют со средой одновременно в разных масштабах: как в регио-

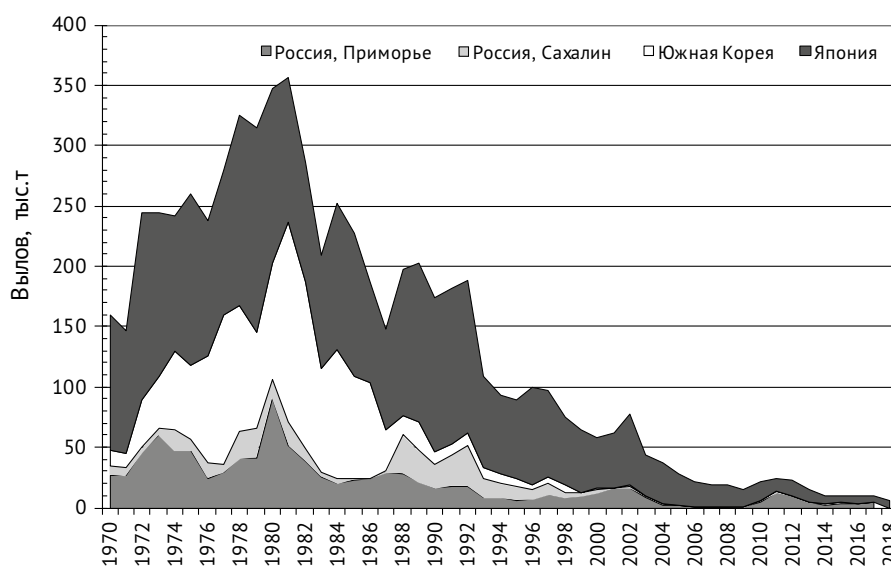


Рис. 1. Годовой вылов минтая в Японском море Россией, Южной Кореей и Японией

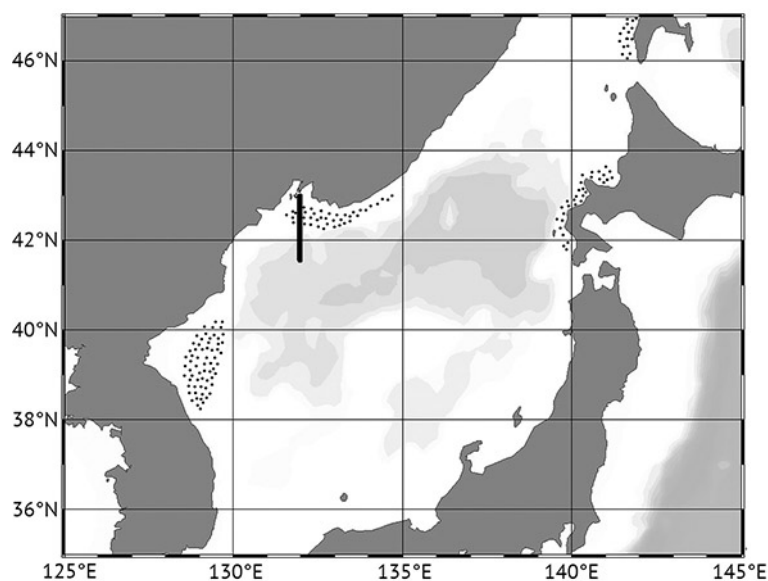


Рис. 2. Схема расположения основных нерестилищ минтая в Японском море (заштрихованы точки). Жирной линией показан стандартный океанологический разрез по 132° в. д.

нальном, в котором под действием каких-то длительных крупномасштабных изменений среды определяются основные тенденции изменения запаса, так и в локальном, в котором под воздействием мезомасштабных факторов, работающих в конкретном времени и месте, определяются такие показатели как успешность нереста или выживаемость молоди конкретного поколения [Зуенко, 2008]. В частности, для приморской популяции минтая показано, что численность поколений контролируется, в первую очередь, факторами внутривидовой регуляции [Зуенко, Нуждин, 2018]. С другой стороны, в других популяциях минтая появление урожайных поколений может происходить как при высоком, так и при низком уровне запаса [Зверькова, 1981; Золотов и др., 1988; Балыкин, 1992; Wespestad et al., 2000 и др.]. Данное исследование выполнено с целью определить соотношение основных факторов, влияющих на флуктуации численности минтая, для чего для двух крупных япономорских популяций — приморской и хоккайдской выполнен сравнительный анализ динамики воспроизводства на основе зависимости пополнения от величины запаса, предложенной К. Рикером [Ricker, 1954]. Разделены внешние и внутривидовые воздействия на их воспроизводство

и выявлены причины сходства динамики их запасов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве показателя успешности воспроизводства использован индекс численности поколений (ИЧП), принятый равным численности возрастной группы j , наиболее массовой в уловах учётных съёмок. Для поколения i -го года выклева этот показатель может быть определён либо по данным прямого учёта, если учётная съёмка выполняется в году $i+j$, либо путём экстраполяции численности j -годовиков на основе данных об обилии поколения i в более старших возрастах, используя свойство экспоненциального убывания численности поколения с возрастом. Методика проведения ихтиопланктонных и донных траловых учётных съёмок, расчёта запаса и определения ИЧП в применении к приморскому минтаю подробно изложена в работе А.Н. Вдовина с соавторами [2017], в которой обосновывается применение в качестве ИЧП численности 4-годовиков (возрастной группы 4+), как наиболее массовой возрастной группы в промысловых уловах российских рыбаков. Японскими исследователями принято использовать в качестве ИЧП минтая данные о численности более младшевозрастной

группы в возрасте 2+, поскольку старшевозрастные группы активно эксплуатируются японским промыслом [Funamoto, 2011].

Необходимые для расчётов ИЧП данные о численности приморской популяции, её общем и нерестовом запасе, а также возрастном составе получены по результатам ихтиопланктонных и донных траловых учётных съёмок в водах Приморья, которые с 1977 г. охватывают весь ареал популяции (рис. 3, 4). Используемые в анализе ряды ИЧП и общего запаса хоккайдского минтая опубли-

кованы сотрудником Хоккайдского национального НИИ рыболовства Т. Фунамото [Funamoto, 2011], однако только для 1981–2006 гг. (рис. 5, 6).

С целью удлинить ряд ИЧП хоккайдской популяции хотя бы до 30 лет — минимальной продолжительности, необходимой для анализа тенденций климатического масштаба, была рассмотрена связь межгодовых изменений учётного запаса этой популяции и японского вылова, которая оказалась очень тесной ($r = 0,89$; рис. 7). Высокий коэф-

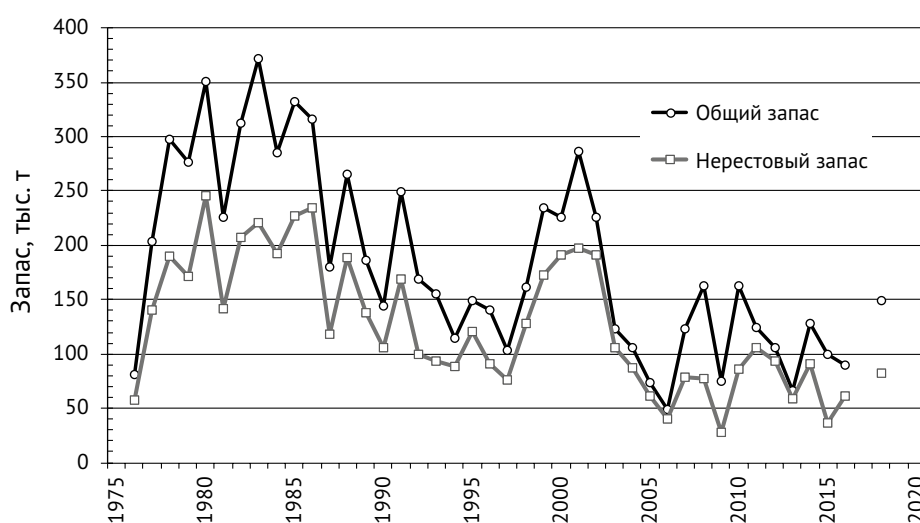


Рис. 3. Динамика общего и нерестового запаса приморского минтая, определённых по данным траловых и ихтиопланктонных съёмок

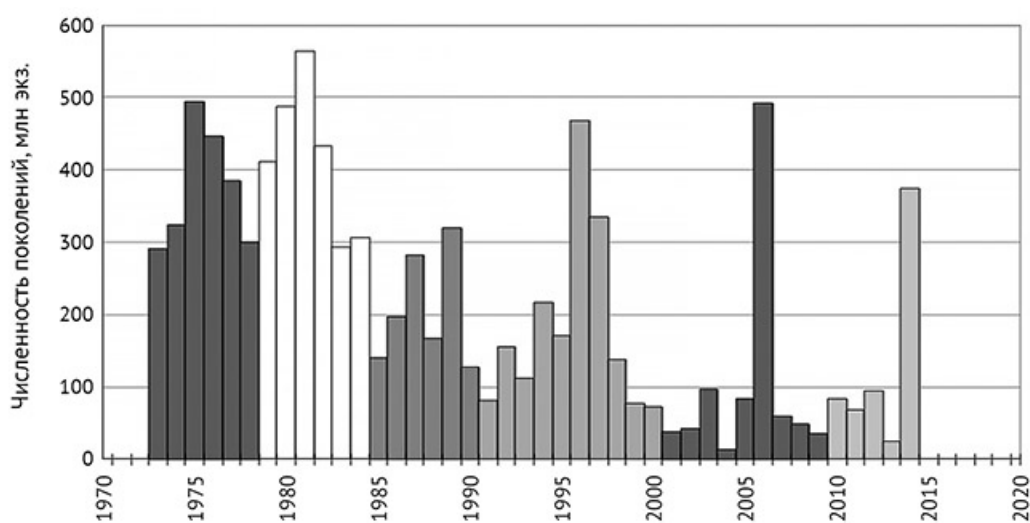


Рис. 4. Динамика индекса численности поколений приморского минтая 1973–2014 гг., по годам выклева. «Волны» численности пополнения условно обозначены оттенками серого

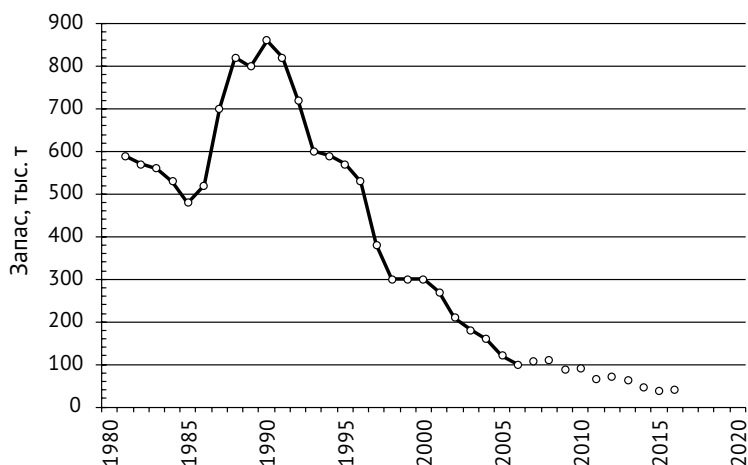


Рис. 5. Динамика общего запаса хоккайдского минтая, по данным Т. Фунамото ([Funamoto, 2011] — линия) и восстановленным данным (точки, способ восстановления описан в тексте)

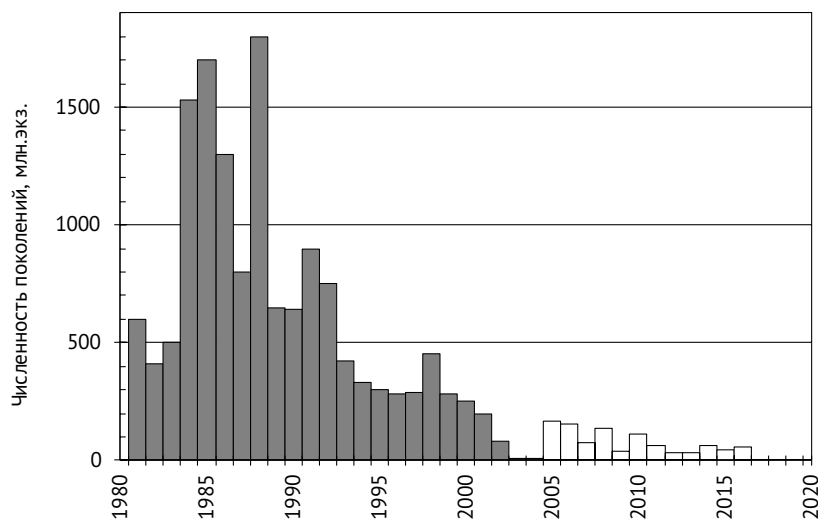


Рис. 6. Динамика индекса численности поколений минтая хоккайдской популяции в 1981–2014 гг., по годам выклева, по данным Т. Фунамото [Funamoto, 2011] и восстановленным данным (неокрашенные столбцы, способ восстановления описан в тексте)

фициент корреляции объясняется тем, что объёмы японского вылова минтая в японских водах Хоккайдо котируются в соответствии с величиной его запаса. Это дало возможность использовать величину годового вылова в качестве характеристики состояния запаса в период устойчивого промысла, и по её динамике восстановить изменения запаса популяции в период после 2005 г. (см. рис. 5). Поскольку межгодовые изменения запаса определяются ежегодным вступлением в учитываемый запас нового поколения и смертностью остальных поколений, по динамике запаса можно сделать приближённые оценки численности по-

колений. Если за индекс численности поколений принимается численность трёхлеток (2+), как в случае с хоккайдским минтаем, то запас S в год $(i+1)$ связан с текущим запасом S_i и численностью вступающего в запас поколения, родившегося в $(i-1)$ -ом году уравнением:

$$S_{i+1} = S_i \times (1 - m) + w \times \text{ИЧП}_{i-1}, \quad (1)$$

где w — средний вес особи в учитываемом запасе, m — коэффициент годовой смертности. После определения по данным 1980–1990-х гг. характерных для хоккайдской популяции величин $w = 0,28$ кг и $m = 0,4$ с помощью этого уравнения был восстановлен ряд из-

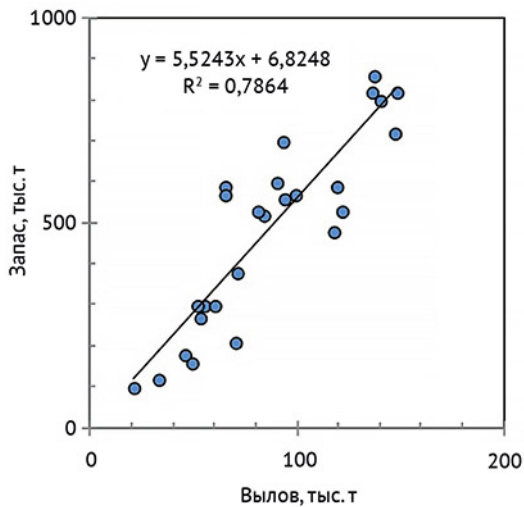


Рис. 7. Зависимость между учтённым запасом хоккайдской популяции минтая и годовым выловом минтая в Японском море японским флотом для периода 1981–2006 гг. (по данным Т. Фунамото [Funamoto, 2011])

менений ИЧП для периода после 2005 г. (см. рис. 6), что позволило судить о тенденциях климатического масштаба. В анализе связей «запас-пополнение» восстановленные данные не использовались.

Сведения об условиях среды, которые влияют на успешность воспроизводства популяций минтая в Японском море, заимствованы из научной литературы: статьи Т. Фунамото [Funamoto, 2011], где обсуждаются изменения численности хоккайдского минтая в связи с усилением переноса вод северной ветвью Цусимского течения, которое разносит его икру и личинки, и статьи Ю. Зуенко и В. Нуждина [2018], где рассмот-

рено влияние на воспроизводство приморского минтая термических условий его обитания. А именно: из работы Фунамото взят ряд межгодовых изменений геострофических расходов северной ветви Цусимского течения на траверзе м. Хенаси в марте, а из работы Зуенко, Нуждина — ряд межгодовых изменений температуры верхнего слоя промежуточных вод Японского моря (рис. 8).

Для обоих рядов авторы отмечают режимный сдвиг, произошедший в начале 1990-х гг., соответственно, к усилению Цусимского течения и к потеплению промежуточных вод. Очевидно, эти режимные сдвиги являются следствием климатических изменений в регионе Японского моря.

Климатические изменения охарактеризованы с помощью индекса Сибирского антициклона (Siberian High Index, SHI), поскольку активность этого центра действия атмосферы определяет интенсивность зимнего муссона, а состояние промежуточного слоя Японского моря, в котором обитает минтай, зависит именно от зимних условий. Использован вариант SHI, предложенный Т. Панагиотопулосом [Panagiotopoulos et al., 2005], рассчитанный как среднее за декабрь–февраль приземное атмосферное давление на группе метеостанций в области 40–65° с. ш. 80–120° в. д. (рис. 9). Ряд, представленный в этой работе, продолжен до 2018 г. с использованием тесной статистической связи этого индекса с приземным давлением в центре Сибирского антициклона ($r = 0,75$, $p < 0,01$), данные о котором публи-

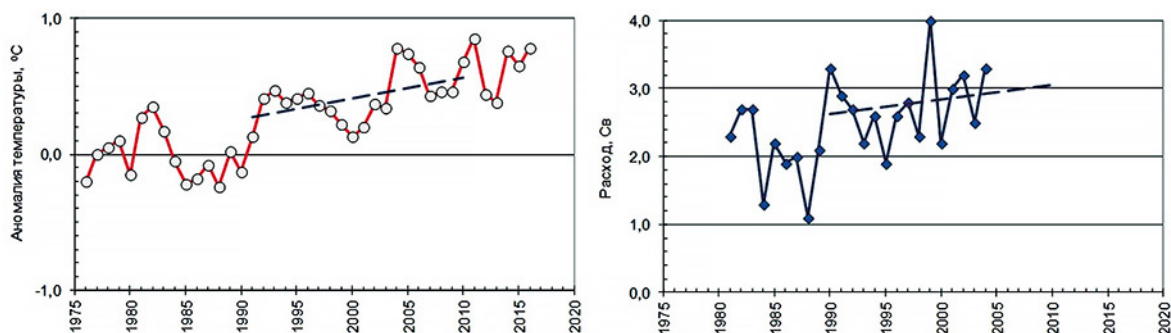


Рис. 8. Межгодовые изменения средней за июнь–август аномалии модальной температуры верхнего слоя промежуточных вод на стандартном разрезе по 132° в. д. и геострофического расхода северной ветви Цусимского течения на траверзе м. Хенаси в марте (по данным [Зуенко, Нуждин, 2018] и [Funamoto, 2011]). Показан линейный тренд для периода 1990–2010 гг.

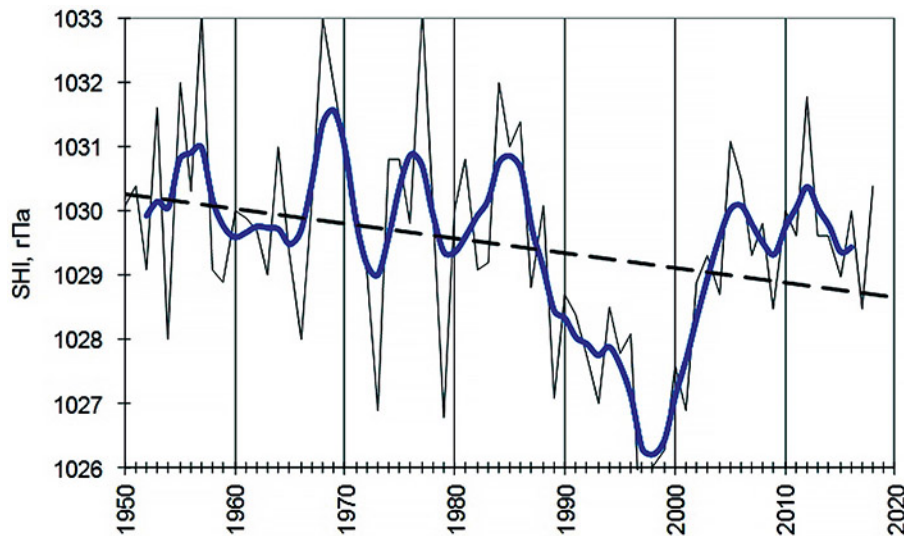


Рис. 9. Межгодовые изменения индекса Сибирского антициклона (SHI). Показаны также результаты скользящего 5-летнего сглаживания (жирная линия) и линейный тренд (пунктир)

куются на сайте университета Стоуни Брук (Нью-Йорк, США) [Atmospheric Centers of Action Indices, 2020].

Основной методический подход в данном исследовании состоит в анализе формы и параметров кривой Рикера зависимости запас-пополнение [Ricker, 1954] для двух популяций минтая в различные периоды их существования. Для этого фактически наблюдаемые соотношения пополнения и запаса аппроксимировали кривой Рикера, используя метод наименьших квадратов. Статистическую значимость корреляционных связей оценивали путём статистической проверки нулевой гипотезы с помощью распределения Стьюдента.

Кривая Рикера:

$$N = RPS \times S \exp(1 - a S) \quad (2)$$

определяет зависимость численности пополнения N от нерестового запаса S , параметра воспроизводства единицы запаса RPS (recruits per stock) и эмпирического коэффициента a и с точки зрения математического анализа удобно тем, что включает лишь два эмпирических коэффициента: RPS и a (рис. 10).

АНАЛИЗ ДАННЫХ

Кривая Рикера (2) описывает зависимость численности пополнения рыб от популяционной плодовитости $RPS \times S$, которая обычно

пропорциональна нерестовому запасу S (для приморского минтая коэффициент корреляции между изменениями популяционной плодовитости и нерестового запаса $r = 0,93$). В данном исследовании использованы такие тесно связанные с этими показателями величины как индекс численности поколений (ИЧП), который по абсолютной величине несомненно значительно ниже численности пополнения в более младших возрастных группах, но пропорционален ей, и общий запас, который несколько превышает нерестовый запас, но также пропорционален ему (для приморского минтая коэффициент корреляции между межгодовыми изменениями общего и нерестового запаса $r = 0,95$, см. рис. 3). Основными параметрами кривой Рикера являются координаты точки её перегиба — величина оптимального запаса, при котором воспроизводство происходит наиболее успешно, и достигающаяся при таком запаса максимальная численность пополнения, соответствующая репродуктивному потенциалу популяции (f на рис. 10). Величина оптимального запаса определяется параметром, количественно описывающим условия в районе нерестилищ или биотопа в целом, который назван К. Рикером «carrying capacity», что обычно переводится как «экологическая ёмкость» ($1/a$ на рис. 10). Знак зависимости пополнения от запаса опреде-

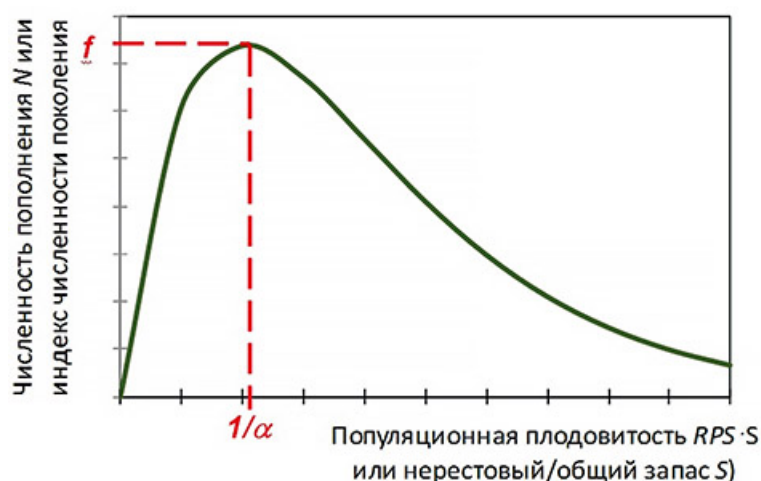


Рис. 10. Схематическое изображение кривой Рикера (2):
 $1/\alpha$ — экологическая ёмкость; f — репродуктивный потенциал популяции

ляется отношением реального запаса к его оптимальному уровню: при запасе меньше оптимального зависимость положительная, а при запасе, превышающем оптимальный, зависимость отрицательная, т. е. чем больше нерестовый запас и активнее нерест — тем малочисленнее пополнение, что отражается нисходящей ветвью кривой Рикера.

Пытаясь анализировать связь «родители-потомство» с помощью кривой Рикера, исследователи часто приходят к выводу, что эта зависимость неудовлетворительно описывает данные наблюдений — такие случаи, в частности, описаны в монографии Р. Хилборна и К. Уолтерса [2001]. Попытка аппроксимировать с помощью кривой Рикера соотношение запаса и пополнения для японских популяций минтая, используя всю совокупность данных, также не имела успеха — фактически за несколько десятилетий наблюдений при любом запасе отмечены случаи формирования поколений любой численности. Однако при более тщательном анализе, если рассматривать раздельно периоды с различным состоянием популяций и разными условиями среды, результат меняется — на более коротких временных отрезках кривая Рикера вполне хорошо (статистически значимо) описывает зависимость пополнения от запаса.

Для хоккайдской популяции минтая японские учёные отмечают положительную

зависимость ИЧП от величины нерестового запаса [Funamoto, 2011]. Но это характерно только для современного периода, а в период высокого уровня запаса (1984–1992 гг.) воспроизводство ухудшалось с ростом запаса (рис. 11).

Для приморской популяции зависимость ИЧП от величины запаса для всей совокупности имеющихся данных отсутствует ($r = 0,19$), однако, при рассмотрении более коротких временных интервалов (отдельных «волн» воспроизводства или периодов высокой и низкой численности) для каждого из них выявляется статистически значимая отрицательная зависимость, т. е. высокочисленные поколения формируются только при низком запасе (рис. 12). Именно по этой причине образуются «волны» на графике межгодовых изменений ИЧП приморского минтая (см. рис. 4), внутри каждой из которых 1–2 урожайных поколения, появляющиеся в условиях низкого нерестового запаса, подавляют воспроизводство в другие годы [Зуенко, Нуждин, 2018]. Механизмом, обеспечивающим отрицательную зависимость пополнения от запаса, помимо характерной для всех видов внутривидовой конкуренции за пищевые ресурсы, у минтая может быть также каннибализм, так как известно, что минтай поедает личинки и молодь своего вида [Левасту, Ларкинз, 1987; Шунтов и др., 1993].

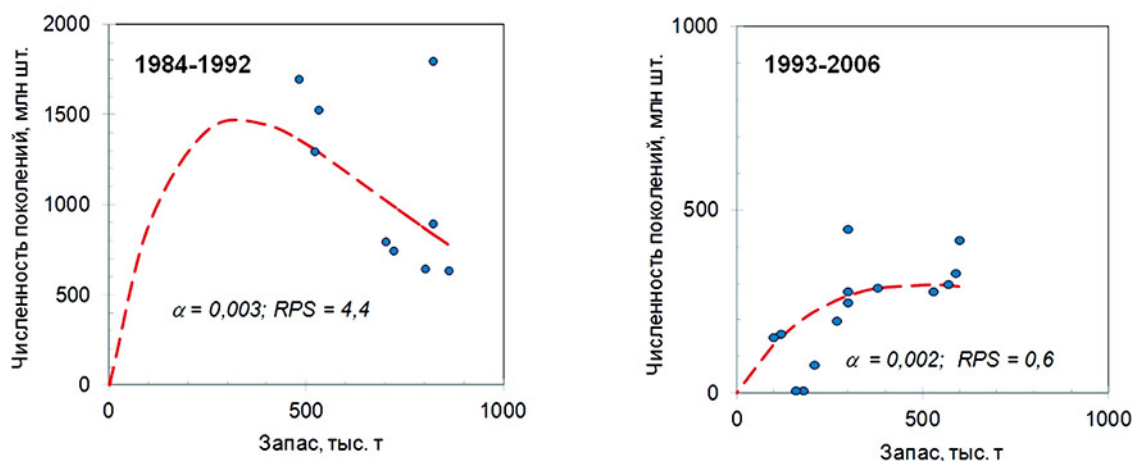


Рис. 11. Зависимость индекса численности поколений хоккайдского минтая от величины его общего запаса для периодов высокой (1984–1992) и низкой (1993–2006) численности и её аппроксимация кривой Рикера с различными коэффициентами (пунктир)

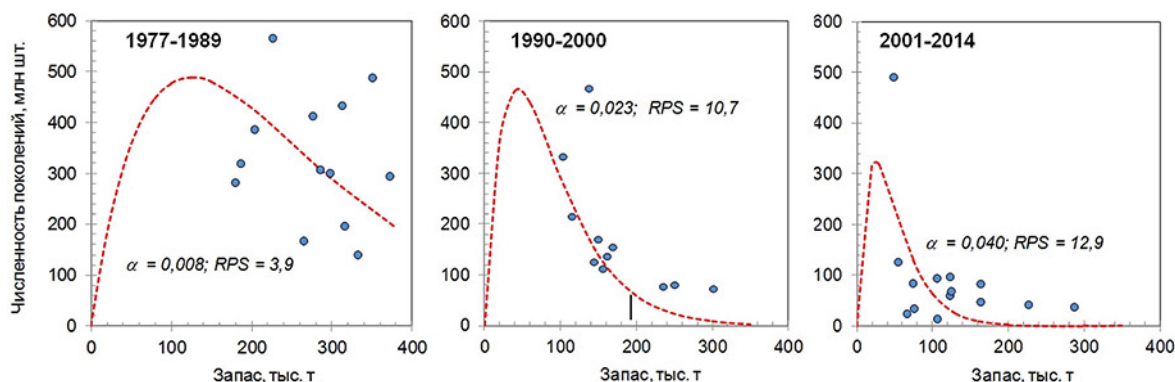


Рис. 12. Зависимость индекса численности поколений приморского минтая от величины его общего запаса, по периодам, и её аппроксимация кривой Рикера с различными коэффициентами (пунктир)

Наблюдаемые у обеих популяций изменения связи «запас-пополнение» во времени в терминах кривой Рикера отражают изменения как экологической ёмкости биотопа, так и репродуктивного потенциала (табл. 1). В последние десятилетия у обеих популяций наблюдается снижение репродуктивного потенциала, однако, как показывает анализ рикеровских кривых, механизмы этого снижения различны. Экологическая ёмкость биотопа хоккайдской популяции несколько возросла, но её воспроизводство ухудшилось из-за значительного снижения параметра RPS . У приморской популяции параметр воспроизводства, напротив, растёт, а ухудшение воспроизводства вызвано уменьшением в несколько раз экологической ёмкости биотопа.

Увеличение ёмкости биотопа хоккайдской популяции минтая выглядит естественным следствием усиления Цусимского течения, поскольку этот поток разносит икру минтая с нерестилищ, и при его усилении популяция осваивает кормовые ресурсы более обширной акватории. Причины уменьшения ёмкости приморского биотопа для минтая были подробно рассмотрены авторами ранее [Зуенко, Нуждин, 2018]. Как оказалось, изменения ёмкости приморского биотопа тесно связаны с динамикой температуры верхнего слоя промежуточных вод, в котором обитает минтай, связь отрицательная (рис. 13). Резкое снижение ёмкости произошло после режимного сдвига к потеплению промежуточных вод в начале 1990-х гг. (см. рис. 8). В последующие де-

Таблица 1. Параметры кривой Рикера «запас-пополнение» для приморской и хоккайдской популяций минтая в разные периоды конца XX — начала XXI веков

Популяция	Период, годы	Экологическая ёмкость биотопа для минтая, $1/\alpha$	RPS^*	Репродуктивный потенциал, f	Зависимость «запас-пополнение»
Хоккайдская	1984–1992	330 тыс. т	4,4 экз/кг	1470 млн экз.	отрицательная
	1993–2006	500 тыс. т	0,6 экз/кг	300 млн экз.	положительная
Приморская	1977–1989	125 тыс. т	3,9 экз/кг	490 млн экз.	отрицательная
	1990–2000	43 тыс. т	10,7 экз/кг	460 млн экз.	отрицательная
	2001–2014	25 тыс. т	12,9 экз/кг	320 млн экз.	отрицательная

* RPS (recruits per stock) — параметр воспроизводства единицы запаса: число рекрутов, получаемых от 1 кг учтённого запаса.

сятилетия температура в промежуточном слое продолжила рост, а ёмкость биотопа для минтая — соответственно, сокращение, вплоть до нулевого значения в годы последней «волны» ИЧП приморской популяции. Промежуточные воды Японского моря имеют местное происхождение и формируются зимой в зоне Полярного фронта в процессе субдукции поверхностных вод. Поэтому изменения их температуры находятся в тесной связи с изменениями зимних температур на поверхности Японского моря, с небольшим сдвигом, соответствующим времени распространения свежих порций промежуточных вод из района формирования. В свою оче-

редь зимние термические условия в Японском море определяются интенсивностью зимнего муссона, которая напрямую зависит от мощности сезонной области высокого давления, — Сибирского антициклона: чем выше давление в антициклоне — тем сильнее и устойчивее холодные северные, северо-западные ветры и тем ниже температура воды. В последние десятилетия происходит улучшение теплоизолирующих свойств атмосферы, что препятствует остыванию земной поверхности, из-за чего зимы в Сибири становятся всё менее холодными, а воздух над континентом всё менее плотным, поэтому приземное давление атмосферы понижается — наблюдается тенденция к ослаблению зимнего муссона с резким режимным сдвигом в конце 1980-х гг. (см. рис. 9). Соответственно, после этого сдвига поверхностные воды Японского моря зимой меньше выхолаживаются, а формирующиеся при зимнем выхолаживании свежие порции промежуточных япономорских вод имеют более высокую температуру, причём, эти тенденции продолжают до сих пор. Разумеется, выявленная связь ёмкости приморского биотопа для минтая с термическими условиями требует биологической интерпретации, которая дана ниже, в разделе «Дискуссия».

Феномен роста параметра RPS приморского минтая в условиях снижения его численности имеет биологический смысл. Этот параметр зависит от индивидуальной плодовитости и выживаемости икры, личинок и молоди. Для приморского минтая характерен значительный рост индивидуальной плодовитости в периоды низкого его запаса.

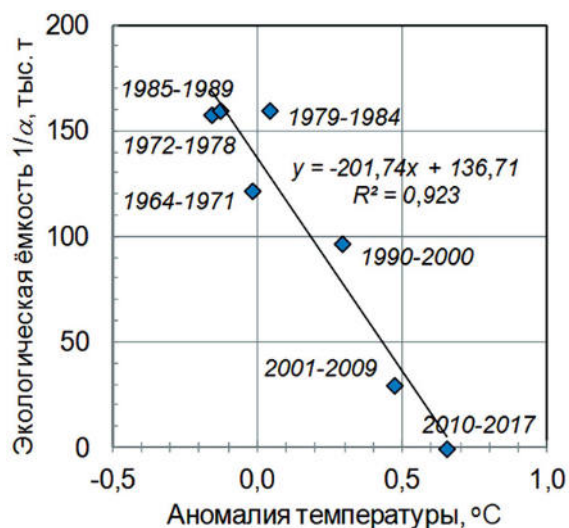


Рис. 13. Зависимость экологической ёмкости приморского биотопа для минтая в разные периоды лет от средней летней аномалии температуры верхнего слоя промежуточных вод у континентального склона зал. Петра Великого по данным стандартного разреза по 132° в. д. (положение разреза см. на рис. 2) [Зуенко, Нуждин, 2018]

Так в 1986–1990 гг. на фоне сокращения биомассы нерестового запаса в 2,3 раза плодовитость 5-годовалых самок возросла с 125,0 до 186,4 тыс. икринок, т. е. практически на 50%. Можно предположить, что и в современный период особенно сильного снижения запаса параметр *RPS* для приморской популяции вырос также за счёт роста индивидуальной плодовитости.

Вопрос ухудшения воспроизводства минтая хоккайдской популяции подробно обсуждается Т. Фунамото [Funamoto, 2011]. Автор пришёл к выводу, что причиной снижения запаса этой популяции в условиях усиления Цусимского течения стал усилившийся вынос икры и личинок минтая этим потоком в Охотское море, откуда молодь уже не возвращается. Резкое усиление течения произошло после климатического сдвига 1988–1989 гг., в результате которого геострофический расход Цусимского течения относительно нулевой поверхности 300 дб на траверзе м. Хенаси в марте увеличился в среднем с 2,0 до 2,6 Св (см. рис. 8). Состояние циркуляции вод в Японском море во многом определяется интенсивностью зимнего муссона, причём, муссон влияет и на баротропные, и на бароклинные течения. По-видимому, ослабление зимнего муссона способствует усилению геострофической компоненты Цусимского течения посредством смешанного механизма: ослабление северных, северо-западных ветров приводит к уменьшению противодействующей потоку баротропной компоненты, в результате в северную часть Японского моря поступает больший объём тёплой воды с более высокой температурой, от чего бароклинность фронта между менее плотными водами потока Цусимского течения и более плотными окружающими водами увеличивается — геострофическое течение усиливается. Непропорциональный эффект усиления геострофического переноса после режимного сдвига (в 1,3 раза) на воспроизводство минтая (уменьшение *RPS* более чем в 7 раз) можно объяснить неравномерным распределением икры и личинок — в виде пятна высоких концентраций, перемещающегося в потоке. При критическом значении пере-

носа, достаточном для того, чтобы личинки с основных нерестилищ достигли пролива Лаперуза, происходит резкий рост доли выносимого в Охотское море пополнения. Можно даже гипотетически предположить, что при определённом стечении обстоятельств всё пополнение с хоккайдских нерестилищ может быть вынесено в Охотское море.

ДИСКУССИЯ

Из анализа данных по обеим популяциям следует, что наблюдаемая в последние десятилетия тенденция к ослаблению зимнего муссона и, в частности, режимный сдвиг конца 1980-х гг., обусловленные крупномасштабными климатическими изменениями, являются общей причиной негативных изменений в воспроизводстве минтая в Японском море. Однако, влияние этого климатического фактора на разные популяции реализуется разными механизмами. Механизм, действующий на хоккайдскую популяцию, более простой: в условиях потепления икра и личинки минтая просто удаляются из района, в котором обитает эта популяция, что ухудшает эффективность её воспроизводства. На приморскую популяцию действует более сложный экосистемный механизм, что в рикеровском анализе выражается как изменение экологической ёмкости биотопа, связанное с изменениями температуры воды в слое обитания минтая. Современная тенденция к росту температуры промежуточных вод, обусловленная потеплением зим, оказалась неблагоприятной для ёмкости биотопа для минтая.

Заметим, что промежуточная водная масса, температура которой повышается, занимает всю акваторию Японского моря, и в ней же обитает и хоккайдский минтай, однако, экологическая ёмкость его биотопа негативным изменениям не подвержена. На первый взгляд, этот результат выглядит странным, однако такая разнонаправленная реакция биотопов становится понятной, если учесть особенности населяющих их биоценозов и степень происходящих изменений в биоте. У берегов Приморья сформировалась субарктическая экосистема, в которой мин-

тай совсем недавно был доминирующим видом нектона. Этот вид хорошо приспособлен именно к таким экосистемам, отличающимся высокой продуктивностью и относительно малым видовым разнообразием. Современные климатические изменения чрезвычайно сильно повлияли на экосистемы, находящиеся на южной периферии субарктической зоны: летом поверхностный слой в этих районах стал сильно прогреваться, усилились вторжения в них субтропических вод, многие субтропические виды рыб и даже планктона стали мигрировать или переноситься течениями в эти районы, видовое разнообразие в прифронтовой зоне увеличилось, а продуктивность и обилие планктона снизились. В частности, В.П. Шунтов [Шунтов и др., 2010] указывает на снижение общего запаса планктона в российских водах Японского моря с 70 до 50 млн т, а Н.Т. Долганова [Kang et al., 2012] отмечает снижение в 1990-е гг. примерно вдвое биомассы основной пищи молоди минтая — зоопланктона непосредственно у берегов Приморья в весенний период (рис. 14), что происходит несмотря на усиление переноса сюда течениями субтропических видов зоопланктона [Надточий, Зуенко, 2016]. Наблюдается перестройка по-

граничной экосистемы, которая, номинально оставаясь субарктической, меняет свои характеристики, прежде всего продуктивность и эффективность функционирования, в направлении, приближающем их к характеристикам субтропических экосистем (этот процесс детально рассмотрен в диссертации Ю.И. Зуенко [2009]). В итоге минтай уже не является видом, хорошо приспособленным к жизни в такой, изменённой экосистеме, т. к. изменился видовой состав его пищи и уменьшилось её обилие, вместе с тем усилилась пищевая конкуренция со стороны ставших более массовыми других видов нектона, прежде всего тихоокеанского кальмара. Поэтому в условиях потепления климата естественно ожидать неблагоприятных экологических последствий для минтая, обитающего на южной периферии субарктической зоны. Важно отметить, что эти неблагоприятные последствия не связаны с высокой смертностью икры и личинок, что обычно рассматривается как основной фактор, регулирующий воспроизводство. Наоборот, смертность на ранних стадиях онтогенеза уменьшается с ростом температуры среды, и это не имеет никакого отношения к перестройкам в экосистеме. Но несмотря на ставшие более бла-

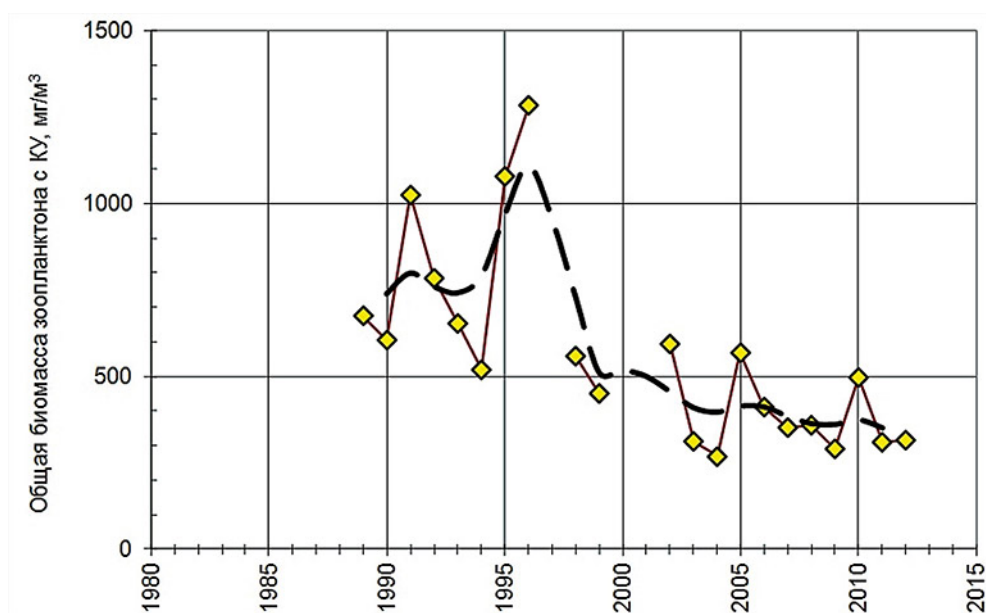


Рис. 14. Межгодовые изменения общей биомассы зоопланктона в слое 200–0 м у берегов Приморья (41°30'–42°30' с. ш. 131–134° в. д.) в мае (по данным [Kang et al., 2012], с дополнениями авторов). Пунктиром показаны результаты скользящего 3-летнего сглаживания

гоприятными условия размножения, в изменившейся экосистеме минтай уже не может оставаться абсолютно доминирующим массовым видом из-за снижения её продуктивности и увеличения видового разнообразия.

Другое дело — хоккайдская популяция минтая в экосистеме, занимающей биотоп на северной периферии субтропической зоны. Хотя температура воды здесь также растёт, никаких крупных экосистемных перестроек в ней не происходит — бореальные вселенцы не появляются, продуктивность не повышается, видовое разнообразие не уменьшается и т. д., экосистема остаётся той же самой, к которой эта популяция минтая эволюционно приспособилась. Не будь выноса икры и личинок в Охотское море — возможно, она продолжала бы процветать и в условиях потепления.

Вторым важным результатом исследования, методического характера, является демонстрация применимости рикеровского подхода к динамике популяций вида, обитающего в открытом море. Изначально этот подход применялся к анадромным видам, у которых понятие «экологическая ёмкость» более конкретно и соответствует объёму грунта на нерестилищах, в который вполне ограниченное количество лососей способно отложить свою икру. Для морских видов применение рикеровского анализа затрудняется гораздо более слабой зависимостью пополнения от нерестового запаса и наоборот — большей подверженности эффективности воспроизводства влиянию других, внешних факторов. В частности, О. А. Булатов [2004], анализируя динамику численности популяций минтая в Берингова море, критикует рикеровский подход и показывает, что успех воспроизводства минтая определяется условиями среды. Формально это так. Формальный анализ зависимости «запас-пополнение» для обеих рассматриваемых япономорских популяций минтая даёт тот же результат — для всей совокупности данных по каждой популяции эта связь статистически незначима. Однако, в данном исследовании показано, что причиной этого является не отсутствие влияния величины запаса на успешность нереста, ко-

торое велико — для отдельных «волн» ИЧП приморского минтая такое влияние обеспечивает 65–95% дисперсии ряда [Зуенко, Нуждин, 2018], а непостоянство параметров этого влияния. Эти параметры (экологическая ёмкость и плодовитость, в определённом смысле) в случае япономорских популяций меняются в широких пределах, причём, в тесной связи с изменениями условий среды. Таким образом, рикеровский подход, объясняющий изменения репродукции внутрипопуляционными механизмами, в данном случае не только не противоречит экосистемному подходу, объясняющему изменение репродукции влиянием внешних условий, но наоборот, — через зависимость «запас-пополнение» реализуется влияние изменений факторов среды и экосистемы в целом на популяцию.

При том, что результаты исследования убедительно доказывают важность зависимости «запас-пополнение» для динамики численности популяций минтая, нельзя не отметить, что кривая Рикера не вполне удобна для исследования этой зависимости. Как видно из рис. 9 и 10, она довольно посредственно аппроксимирует данные наблюдений, и не только из-за их большой изменчивости, но и из-за несоответствия вида зависимости экспоненциальной функции, каковой является кривая Рикера $N = RPS \times S \exp(1 - aS)$. Заметно, что при значительном превышении экологической ёмкости численность пополнения падает не так сильно, как предполагается этой кривой. Такая зависимость ближе к степенным функциям, возможность применения которых к динамике популяций рыб, вероятно, следовало бы рассмотреть на массовом материале. Первый такой опыт дал положительный результат: зависимость «запас-пополнение» для приморской популяции минтая успешно аппроксимирована функцией вида:

$$N = f \times (S - v)^{-b}, \quad (3)$$

где v , b — эмпирические коэффициенты (v соответствует $1/a$, т. е. экологической ёмкости), которая более точно отображает результаты наблюдений и имеет более простой биологический смысл, хотя и приме-

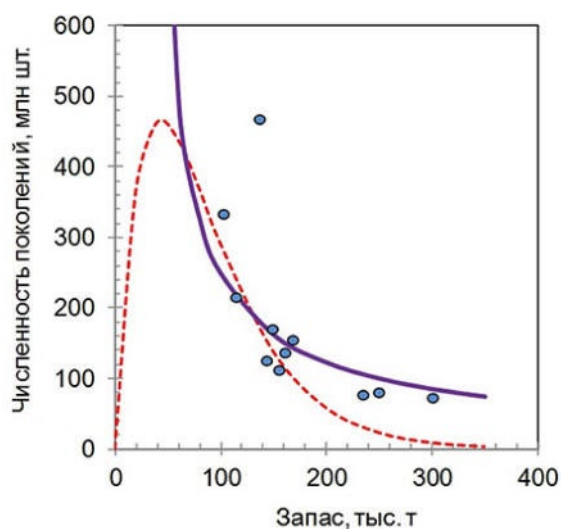


Рис. 15. Пример аппроксимации наблюдаемой зависимости численности поколений приморского минтая от величины его общего запаса для периода 1990–2000 гг. двумя разными функциями: пунктир — экспоненциальная кривая Рикера (2); сплошная линия — степенная функция (3)

нима лишь в части возможного диапазона аргумента [Зуенко, Нуждин, 2018]. Другим недостатком степенной функции является большее число эмпирических коэффициентов — три, в отличие от двух у кривой Рикера. В данном исследовании эта функция не может быть использована, так как у хоккайдской популяции минтая, в отличие от приморской, наблюдается не только отрицательная, но и положительная зависимость численности пополнения от запаса. Но на примере приморской популяции можно видеть, что при запасах, значительно превышающем оптимальный, степенная функция более реалистично аппроксимирует реально наблюдаемое соотношение «запас-пополнение», чем кривая Рикера (рис. 15). Уровень детерминации реального соотношения «запас-пополнение» двумя разными функциями в приведённом примере одинаков: $r^2 = 0,38$, но степенная функция более реалистична в правой части графика, а кривая Рикера — в его левой части.

ВЫВОДЫ

1. Межгодовая динамика воспроизводства хоккайдской и приморской популяций минтая в Японском море соответствует зависимости «пополнение-запас», описываемой кривой Рикера, однако параметры этой кривой для обеих популяций неустойчивы во времени из-за изменений условий среды.

2. Воспроизводство обеих популяций минтая в последние десятилетия существенно ухудшилось, их запасы сильно понизились, причём, наиболее резкое падение произошло одновременно — в начале 1990-х гг. и имеет общую причину — изменение климата Японского моря из-за ослабления зимнего муссона.

3. Механизмы влияния климатических изменений на две исследованные популяции минтая различны: воспроизводство хоккайдской популяции ухудшается из-за увеличения выноса икры и личинок за пределы Японского моря в условиях усиления Цусимского течения, что в терминах кривой Рикера выражается как снижение популяционной плодовитости, а воспроизводство приморской популяции ухудшается из-за неблагоприятных для минтая перестроек в местном биотопе, находящемся на южной периферии субарктической зоны, в условиях роста температуры воды, что в терминах кривой Рикера выражается как сокращение экологической ёмкости биотопа для минтая.

4. Судя по различиям характера влияния изменений климата в сторону потепления на популяции минтая, обитающие в субарктических и субтропических водах в пределах одного водоёма, эффект таких климатических изменений на субарктическую экосистему больше, чем на субтропическую, и неблагоприятен для массовых видов, что соответствует концепции снижения продуктивности при повышении эффективности функционирования субарктических экосистем в условиях современных изменений климата.

ЛИТЕРАТУРА

- Балыкин П.А. 1992. Численность поколений и пополнение у западноберинговоморского минтая *Theragra chalcogramma* // Вопросы ихтиологии. Т. 32. Вып. 5. С. 185–189.
- Безлюдный А.М., Чупышева Н.Г. 1979. Влияние условий воспроизводства на численность минтая залива Петра Великого // Исследования по биологии рыб и промысловой океанографии. Вып. 10. С. 123–126.
- Булатов О.А. 2004. Минтай (*Theragra chalcogramma*) Берингова моря: размножение, запасы и стратегия управления промыслом. Автореф. дисс. ... док. биол. наук. Москва: Изд-во ВНИРО. 48 с.
- Булатов О.А. 2006. Вопросы прогнозирования ОДУ и промысел минтая Берингова моря // Труды ВНИРО. Т. 146. С. 37–58.
- Вдовин А.Н., Четырбоцкий А.Н., Нуждин В.А. 2017. Динамика численности приморского минтая *Theragra chalcogramma* Pallas, 1814 (Gadidae, Gadoformes) (Японское море) // Биология моря. Т. 43. № 5. С. 321–328.
- Гаврилов Г.М., Безлюдный А.М. 1986. Динамика численности минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) юго-западной части Японского моря // Тресковые дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. С. 5–25.
- Зверькова Л.М. 1981. Влияние естественных факторов и промысла на численность минтая северо-восточной части Японского моря // Экология, запасы и промысел минтая. Владивосток: ТИНРО. С. 28–40.
- Зверькова Л.М. 2003. Минтай: биология, состояние запасов. Владивосток: ТИНРО. 248 с.
- Золотов О.Г., Балыкин П.А., Антонов Н.П. 1988. О связи родители — потомство у популяций минтая прикамчатских вод // Рыбное хозяйство. № 8. С. 43–45.
- Зуенко Ю.И. 2008. Промысловая океанология Японского моря. Владивосток: ТИНРО. 228 с.
- Зуенко Ю.И. 2009. Влияние изменений климата на океанологический режим и экосистему Японского моря. Автореф. дисс. ... док. геогр. наук. Санкт-Петербург: РГГМУ. 40 с.
- Зуенко Ю.И., Нуждин В.А. 2018. Влияние современных изменений океанологических условий в Японском море на состояние запасов приморской популяции минтая // Вопросы рыболовства. Т. 19. № 3. С. 377–386.
- Левасту Т., Ларкинз Г. 1987. Морская промысловая экосистема. Количественная оценка параметров и регулирование рыболовства (перевод с англ. Laevastu T., Larkins H. 1981. Marine Fisheries Ecosystem. Its quantitative evaluation and management). М.: Агропромиздат. 165 с.
- Надточий В.В., Зуенко Ю.И. 2016. Механизмы транспорта субтропического планктона в прибрежные воды южного Приморья на примере *Paracalanus parvus* // Известия ТИНРО. Т. 184. С. 241–252.
- Фадеев Н.С. 2009. Минтай Японского моря: сроки и районы нереста, популяционный состав // Известия ТИНРО. Т. 159. С. 70–100.
- Фадеев Н.С., Веспестад В. 2001. Обзор промысла минтая // Известия ТИНРО. Т. 128. С. 75–91.
- Хилборн Р., Уолтерс К. 2001. Количественные методы оценки рыбных запасов. Выбор, динамика и неопределённость. Избранные главы (перевод с англ. Hilborn R., Walters C.J. 1992. Quantitative fisheries stock assessment. Choice: dynamics and uncertainty). СПб.: Политехника. 288 с.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Темных О.С., Дуленова Е.П. 1993. Минтай в экосистемах дальневосточных морей. Владивосток: ТИНРО. 426 с.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Долганова Н.Т., Заволокин А.В., Темных О.С., Найденов С.В., Волвенко И.В. 2010. К обоснованию экологической ёмкости дальневосточных морей и субарктической Пацифики для пастбищного выращивания тихоокеанских лососей. Сообщение 2. Состав, запасы и динамика зоопланктона и мелкого nektona — кормовой базы тихоокеанских лососей // Известия ТИНРО. Т. 160. С. 185–208.
- Atmospheric Centers of Action Indices. Accessible via: <http://you.stonybrook.edu/coaindices/>. 31.01.2020.
- Funamoto T. 2011. Causes of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) recruitment decline in the northern Sea of Japan: implications for stock management // Fisheries Oceanography. V. 20. № 2. P. 95–103.
- Kang Y.S., Jung S., Zuenko Y., Choi I., Dolganova N. 2012. Regional differences in response of mesozooplankton to long-term oceanographic changes (regime shifts) in the northeastern Asian marginal seas // Progress in Oceanography. V. 97–100. P. 120–134.
- Panagiotopoulos F., Shahgedanova M., Hannachi A., Stephenson D.B. 2005. Observed trends and teleconnections of the Siberian High: a recently declining center of action // J. Climate. V. 18. № 1. С. 1411–1422.
- Ricker W.E. 1954. Stock and recruitment // J. Fish. Res. Educ. Canada. V. 11. P. 559–623.
- Wespestad V.G., Fritz L.W., Ingraham W.J., Megrey B.A. 2000. On relationships between cannibalism, climate variability, physical transport, and recruitment success of Bering Sea walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) // ICES J. of Marine Science. V. 57. № 2. P. 272–278.

Поступила в редакцию 10.12.2019 г.
Принята после рецензии 30.01.2020 г.

**Ricker analysis of dynamics for two populations
of walleye pollock in the Japan Sea**

Yu.I. Zuenko, V.A. Nuzhdin

Pacific branch of FSBSI «VNIRO» («TINRO»), Vladivostok, Russia

Recent changes in reproduction are considered for two populations of walleye pollock which spawn in the Japan Sea at the coasts of Primorye and Hokkaido. Interannual dynamics of reproduction for both populations corresponds to the stock-recruitment dependence described by Ricker curve that determines the maximum recruitment with an optimal value of stock equal to the carrying capacity of the biotope for the species and the lower recruitment if the stock is either lower or higher than this optimal value. However, instability of the Ricker curve parameters is noted, and their recent changes were unfavorable for reproduction of both populations and caused decreasing of their stocks, with sharp decline in the early 1990s. Basing on authors results and cited data, climate change in the Japan Sea region is determined as the reason of this decreasing, in particular weakening of winter monsoon. In spite of a common nature, mechanisms of the climate change influence on two studied populations are completely different: reproduction of the Hokkaido population worsened because of increasing transfer of its eggs and larvae out of the Japan Sea in conditions of the strengthening Tsushima Current, that was explained in the terms of Ricker curve as decreasing of population fecundity, but reproduction of the Primorye population worsened because of unfavorable for pollock reconstructions in the local ecosystem located in the south periphery of the Subarctic zone in conditions of increasing water temperature that was explained in the terms of Ricker curve as shrinkage of carrying capacity for pollock (from approximately $150 \cdot 10^3$ t to almost zero level). Note that the carrying capacity did not shrink but slightly extended (to $500 \cdot 10^3$ t) for the Hokkaido population located in the north periphery of the Subtropic zone. Features of climate warming influence onto subarctic and subtropic ecosystems are discussed.

Keywords: walleye pollock *Theragra chalcogramma*, Ricker curve, carrying capacity, population fecundity, climate warming, Japan Sea.

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-180-156-173

REFERENCES

- Balykin P.A. 1992. Chislennost pokolenij i popolnenie u zapadnoberingovomorskogo mintaya *Theragra chalcogramma* [Year-class strength and recruitment of the western Bering Sea pollock *Theragra chalcogramma*] // Voprosy ikhtiologii. V. 32. № 5. P. 185–189.
- Bezlyudnyj A.M., Chupysheva N.G. 1979. Vliyaniye usloviy vosproizvodstva na chislennost mintaya zaliva Petra Velikogo [Influence of reproduction environments on abundance of pollock in Peter the Great Bay] // Issledovaniya po biologii ryb i promyslovoj okeanografii. V. 10. P. 123–126.
- Bulatov O.A. 2004. Mintaj (*Theragra chalcogramma*) Beringova morya: razmnzhenie, zapasy i strategiya upravleniya promyslom [Walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the Bering Sea: reproduction, stocks, and strategy of fishery management]. Avtoref. diss. ... dok. biol. nauk. M.: VNIRO. 48 p.
- Bulatov O.A. 2006. Voprosy prognozirovaniya ODU i promysel mintaya Beringova morya [Problems of forecasting TAC and fishery of pollock in the Bering Sea] // Trudy VNIRO. V. 146. P. 37–58.

- Vdovin A.N., Chetyrbotskiy A.N., Nuzhdin V.A. 2017. Dinamika chislennosti primorskogo mintaya *Theragra chalcogramma* Pallas, 1814 (Gadidae, Gadoformes) (Yaponskoe more) [Dynamics of abundance for Primorye pollock *Theragra chalcogramma* Pallas, 1811 (Gadidae, Gadoformes) in the Japan Sea] // *Biologiya morya*. V. 43. № 5. P. 321–328.
- Gavrilov G.M., Bezlyudnyy A.M. 1986. Dinamika chislennosti mintaya *Theragra chalcogramma* (Pallas) yugozapadnoj chasti Yaponskogo morya [Dynamics of abundance for pollock *Theragra chalcogramma* (Pallas) in the southwestern Japan Sea] // *Treskovye dalnevostochnykh morej*. Vladivostok: TINRO. P. 5–25.
- Zverkova L.M. 1981. Vliyaniye estestvennykh faktorov i promysla na chislennost mintaya severo-vostochnoj chasti Yaponskogo morya [Impacts of natural factors and fishery on abundance of pollock in the northeastern Japan Sea] // *Ekologiya, zapasy i promysel mintaya*. Vladivostok: TINRO. P. 28–40.
- Zverkova L.M. 2003. Mintaj: biologiya, sostoyaniye zapasov [Walleye pollock: biology, state of stocks]. Vladivostok: TINRO. 248 p.
- Zolotov O.G., Balykin P.A., Antonov N.P. 1988. O svyazi roditeli-potomstvo u populyatsij mintaya prikamchatskikh vod [On relationship spawners-recruits for pollock in the waters at Kamchatka] // *Rybnoe khozyajstvo*. № 8. P. 43–45.
- Zuenko Y.I. 2008. Promyslovaya okeanologiya Yaponskogo moray [Fisheries Oceanography of the Japan Sea]. Vladivostok: TINRO. 228 p.
- Zuenko Y.I. 2009. Vliyaniye izmenenij klimata na okeanologicheskij rezhim i ekosistemu Yaponskogo morya [Impact of climate changes on oceanographic regime and ecosystem of the Japan Sea]. Avtoref. diss. ... dok. geogr. nauk. Sankt-Peterburg: RGGMU. 40 p.
- Zuenko Y.I., Nuzhdin V.A. 2018. Vliyaniye sovremennykh izmenenij okeanologicheskikh uslovij v Yaponskom more na sostoyaniye zapasov primorskoj populyatsii mintaya [Impact of modern changes of oceanographic conditions in the Japan Sea on state of the Primorye pollock population] // *Voprosy rybolovstva*. V. 19. № 3. P. 377–386.
- Laevastu T., Larkins H. 1987. Morskaya promyslovaya ekosistema. Kolichestvennaya otsenka pa-rametrov i regulirovaniye rybolovstva [Marine Fisheries Ecosystem. Its quantitative evaluation and management] (translated from English edition, 1981). M.: Agropromizdat. 165 p.
- Nadtochy V.V., Zuenko Y.I. 2016. Mekhanizmy transporta subtropicheskogo planktona v pribrezhnye vody yuzhnogo Primorya na primere *Paracalanus parvus* [Mechanisms of subtropical plankton transport into the coastal waters of southern Primorye, a case of *Paracalanus parvus*] // *Izvestiya TINRO*. V. 184. P. 241–252.
- Fadeev N.S. 2009. Mintaj Yaponskogo morya: sroki i rajony neresta, populyatsionnyj sostav [Walleye pollock in the Japan Sea: timing and location of spawning, population structure] // *Izvestiya TINRO*. V. 159. P. 70–100.
- Fadeev N.S., Wespestad V. 2001. Obzor promysla mintaya [Overview of pollock fishery] // *Izvestiya TINRO*. V. 128. P. 75–91.
- Hilborn R., Walters C. 2001. Kolichestvennyye metody otsenki rybnykh zasobov. Vybory, dinamika i neopredelennost [Quantitative fisheries stock assessment. Choice: dynamics and uncertainty] (translated from English edition, 1992). SPb.: Politehnika. 288 p.
- Shuntov V.P., Volkov A.F., Temnykh O.S., Dulepova E.P. 1993. Mintaj v ekosistemakh dalne-vostochnykh morej [Walleye pollock in the ecosystems of the Far-Eastern Seas]. Vladivostok: TINRO. 426 p.
- Shuntov V.P., Volkov A.F., Dolganova N.T., Zavolokin A.V., Temnykh O.S., Naydenko S.V., Volvenko I.V. 2010. K obosnovaniyu ekologicheskoy emkosti dalnevostochnykh morej i subarkticheskoy Patsifiki dlya pastbishchnogo vyrashchivaniya tikhoookeanskikh lososej. Soobshchenie 2. Sostav, zapasy i dinamika zooplanktona i melkogo nektona — kormovoj bazy tikhoookeanskikh lososej [To substantiation of carrying capacity of the Far-Eastern Seas and Subarctic Pacific for pacific salmon pasturing. Report 2. Composition, stock, and dynamics of zooplankton and small nekton as forage base of pacific salmon] // *Izvestiya TINRO*. V. 160. P. 185–208.
- Atmospheric Centers of Action Indices. Accessible via: <http://you.stonybrook.edu/coaindices/>. 31.01.2020.
- Funamoto T. 2011. Causes of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) recruitment decline in the northern Sea of Japan: implications for stock management // *Fish. Oceanogr.* V. 20. № 2. P. 95–103.
- Kang Y.S., Jung S., Zuenko Y., Choi I., Dolganova N. 2012. Regional differences in response of mesozooplankton to long-term oceanographic changes (regime shifts) in the northeastern Asian marginal seas // *Progress in Oceanography*. V. 97–100. P. 120–134.
- Panagiotopoulos F., Shahgedanova M., Hannachi A., Stephenson D.B. 2005. Observed trends and teleconnections of the Siberian High: a recently declining center of action // *J. Climate*. V. 18. № 1. C. 1411–1422.
- Ricker W.E. 1954. Stock and recruitment // *J. Fish. Res. Educ. Canada*. V. 11. P. 559–623.
- Wespestad V.G., Fritz L.W., Ingraham W.J., Megrey B.A. 2000. On relationships between cannibalism, climate variability, physical transport, and recruitment success of Bering Sea walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) // *ICES J. of Marine Science*. V. 57. № 2. P. 272–278.

TABLE CAPTIONS

Table 1. Parameters of Ricker curve for Primorye and Hokkaido populations of pollock in certain periods in the late 20th — early 21st centuries

FIGURE CAPTIONS

- Fig. 1.** Annual landings of pollock in the Japan Sea by Russia, South Korea and Japan
- Fig. 2.** Scheme of the main spawning grounds for pollock populations in the Japan Sea (shaded with dots). The standard oceanographic section along 132° E is shown by vertical thick line
- Fig. 3.** Dynamics of the total and spawn stocks of Primorye population calculated from the data of trawl and ichthyoplankton surveys
- Fig. 4.** Strength of year-classes for Primorye population in 1973–2014, by years of hatching. “Waves” of recruitment are indicated by different colors of the bars
- Fig. 5.** Dynamics of the total stock of Hokkaido population on the data from [Funamoto, 2011] and the data recalculated from the catch dynamics (unconnected dots)
- Fig. 6.** Strength of year-classes for Hokkaido population in 1981–2014, by years of hatching on the data from [Funamoto, 2011] and the data recalculated from the catch dynamics (white bars)
- Fig. 7.** Relationship between accounted stock of Hokkaido population and annual catch of pollock in the Japan Sea by Japanese fishermen in 1981–2006 (on the data from [Funamoto, 2011])
- Fig. 8.** Dynamics of anomalies of modal temperature in the layer thermocline-200 m at the standard section along 132°E, averaged annually for June-August, and geostrophic transport in the northern branch of the Tsushima Current at Cape Henashi in March (from: [Зуенко, Нуждин, 2018] and [Funamoto, 2011]). Linear trends for 1990–2010 are shown
- Fig. 9.** Interannual dynamics of the Siberian High Index (SHI). Results of running 5-year smoothing (thick line) and linear trend (dotted line) are shown, as well
- Fig. 10.** Ricker curve (2): $1/a$ — carrying capacity; f — reproductive potential
- Fig. 11.** Year-class strength dependence on total accounted stock for Hokkaido population in the periods of high (1984–1992) and low (1993–2006) abundance and its approximation by Ricker curves with different coefficients (dotted lines)
- Fig. 12.** Year-class strength dependence on total accounted stock for Primorye population, by periods, and its approximation by Ricker curves with different coefficients (dotted lines)
- Fig. 13.** Dependence of the Primorye biotope carrying capacity for pollock in certain periods on mean summer anomalies of water temperature in the upper intermediate layer at the continental slope of Peter the Great Bay (from: [Зуенко, Нуждин, 2018])
- Fig. 14.** Year-to-year dynamics of total zooplankton biomass in the 200–0 m layer at Primorye coast (41°30–42°30 N 131–134° E) in May (from: [Kang et al., 2012], with authors’ additions). Results of 3-year running smoothing are shown by dotted line
- Fig. 15.** Approximation of year-class strength for Primorye pollock dependence on its total accounted stock in 1990–2000 by two different functions: the exponential Ricker curve (2) — dotted line and the power function (3) — solid line