

## Пространственное распределение и динамика численности морских окуней рода *Sebastes* spp. в Дальневосточном морском заповеднике

А. И. Маркевич\*

Национальный научный центр морской биологии им. А. В. Жирмунского ДВО РАН  
г. Владивосток, 690041, Российская Федерация  
e-mail: alexmarkfish@mail.ru

### Аннотация

На основе долговременных наблюдений (1981–2017 гг.) изучены распространение и динамика численности морских окуней рода *Sebastes* Cuvier: восточного, малого, жёлтого и тёмного. Установлено, что главными факторами распределения рыб по территории являются глубина и температура воды, наличие укрытий и достаточной кормовой базы. Резкое увеличение численности восточного окуня и снижение численности малого окуня произошло в середине 1990-х годов и сохранилось до настоящего времени. Ключевым фактором этого явления на начальном этапе было повышение температуры воды, а в последующем повлияли внутривидовые регулирующие механизмы. Динамика численности жёлтого и тёмного окуней определяется эндогенными ритмами этих рыб.

**Ключевые слова:** морские окуни, *Sebastes*, численность рыб, температура воды, Дальневосточный морской заповедник, Японское море.

Пространственное распределение видов является одной из важных характеристик в экологии. Знание его особенностей даёт понимание, как животные используют ресурсы среды, и какая их численность является оптимальной для определённой площади. Динамика численности животных и выяснение причин, влияющих на их колебания, являются одними из ключевых задач в изучении экологии [Бигон и др., 1989]. В настоящее время получено большое количество сведений, которые позволяют заключить, что основными причинами изменений численности популяций рыб являются: а) естественные колебания, б) изменения условий обитания, в) вылов (перелов) – для промысловых видов [Шунтов, 2017].

Мониторинг динамики численности морских окуней рода *Sebastes* Cuvier, проведённый у тихоокеанского побережья США показал, что на рубеже XX и XXI веков численность рыб варьировала [Love et al., 1998; Bennett et al., 2004; Stephens et al., 2006]. В качестве одной из главных причин этому, наряду с выловом, указываются климатические изменения, всё сильнее проявляющиеся в XXI веке [Love et al., 1998; Tolimieri, Levin, 2005].

В Дальневосточном морском заповеднике (далее ДВМЗ), расположенном в заливе Петра Великого Японского моря [Dolganov, Tyurin, 2014], также в течение долгих лет изучали экологию и динамику численности группировок морских

---

\* Сведения об авторе: Маркевич Александр Игоревич, канд. биол. наук, нс, Дальневосточный морской заповедник — филиал ННЦМБ ДВО РАН, Владивосток; e-mail: alexmarkfish@mail.ru

окуней [Маркевич, 1998, 2004]. Эти рыбы являются осёдлыми и слабо мигрирующими, что даёт возможность оценить динамику численности их группировок на постоянных участках наблюдений. Несмотря на то, что морские окуни не входят в число основных промысловых видов [Вдовин, 1997], они встречаются в прилове, что может в той или иной мере влиять на их численность. В условиях заповедника фактор воздействия промысла полностью исключён, поэтому можно точнее установить причины, влияющие на колебания численности рыб.

Цель настоящей работы — описать пространственное распределение и динамику численности морских окуней рода *Sebastes* spp. на стандартном полигоне наблюдений в ДВМЗ в 2014–2017 годах, а также проанализировать изменения их численности в 1981–2017 годах.

*Материалы и методы.* Изучали окуней рода *Sebastes* spp.: восточного *S. taczanowskii*, малого *S. minor*, жёлтого *S. trivittatus* и тёмного *S. schlegelii*, постоянно обитающих в ДВМЗ. Наблюдения велись в августе–октябре в бухте на севере о-ва Большой Пелис (42°40'19.95" с. ш., 131°27'40.65" в. д.).

Бухта открыта в юго-западном направлении (Рис. 1). Берега её сложены из валунов неправильной формы размером от 0,2 до 1,2 м, промежутки между которыми заполнены слегка заиленным песком. Валунные склоны бухты служат местами обитания морских окуней, промежутки и щели между валунами служат рыбам убежищами. Правый выходной склон бухты (Рис. 1, А) приглубый (2,5–11,0 м) и образован более крупными овальными валунами, чем левый мелководный (2–6 м, Рис. 1, С), где валуны меньше и угловатее [Маркевич, 2014]. Ширина склонов варьирует от 6 м в куту бухты до 27 м у выхода бухты на правом склоне, и от 25 до 60 м — на левом. В кутовой части (Рис. 1, В) склон шириной 12–16 м заканчивается на глубинах 1,5–2,5 м. Бухта замыкается по дну валунной грядой на глубине от 7,0 до 13,5 м (Рис. 1, D), ширина её уменьшается от 41 м в юго-восточной части до 11 м в северо-восточной. С северо-востока бухта ограничена обширной валунной грядой максимальной шириной под водой от 31 до 54 м и глубиной до 26 м (Рис. 1, E). Из общей ширины этого склона 12 м составляет мелководное (до 2 м) плато и 19–42 м — склон.

Все работы проводились автором под водой с использованием водолазного снаряжения; были применены модифицированные методики прямого визуального учёта рыб [Sanderson, Solonsky, 1986]. Подводные работы вели в дневное время (9.00–18.00), несколько наблюдений проведено ночью. Малочисленных рыб (жёлтый и тёмный окуни) по склонам бухты регистрировали поштучно. Отдельно учитывали мальков-сеголетков, причисляя их к ювенильным особям (juv.). Рыб старших возрастов, начиная с годовиков, учитывали как одну группу взрослых (ad.). Сеголетки всех видов легко определялись по их малым размерам, а жёлтого и тёмного окуней и по особенностям окраски. Многочисленных окуней (восточный и малый) просчитывали на учётных трансектах длиной 25 м на правом выходном склоне бухты (Рис. 1, А, глубины 6,5–7,8 м) и на склоне внешней части бухты (Рис. 1, E). Размеры трансект 100 м в длину (глубины

13,2–14,5 м) и 2 м шириной. Подводная разметка выполнена небольшими пенопластовыми поплавками белого цвета, установленными в 1,5 м от дна и расположенными в 10 м друг от друга. На валунных склонах бухты, где не закладывались трансекты, общее количество рыб рассчитывалось по объёму воды, занимаемой группировкой рыб (длина, ширина и высота), и её плотности, находящихся в 1 м<sup>3</sup> воды, которая оценивалась наблюдателем визуально. Общее количество на отдельных склонах подсчитывали, экстраполируя сведения, полученные при учётах на трансектах, на площадь, занимаемую рыбами, и сопоставляли эти данные с визуальными оценками численности. Обязательно учитывали степень заполнения особями склонов (в %). Все замеры проводились не менее чем в 10-кратной повторности, оценку численности окуней на одном склоне делали 2–3 раза. За период с 2014 по 2017 годы было выполнено 274 учётные работы.

Для выполнения поставленной цели нами была построена схема бухты с использованием интернет-сервиса "Google Earth" (версия 6.2) и графической программы Photoshop CS 2 (Рис. 1). Расстояния под водой уточнены промерами при помощи рулетки. Глубину (с точностью до 0,1 м) и температуру воды (с точностью до 0,1 °С) регистрировали водолазным компьютером Tusa Imprex II. Под водой общую длину рыб *TL* оценивали визуально.

В настоящей работе впервые представлены данные наблюдений и учётов численности окуней, полученные в 2014–2017 годах, использованы также ранее опубликованные сведения [Маркевич, 1988; 1990; 1998; 2004; 2013; 2014; 2018].

*Результаты и обсуждение.* Наблюдения показали, что с начала и до середины 1980-х годов самым многочисленным был восточный морской окунь (Таблица). Наибольшее количество рыб было на внешнем склоне бухты (Рис. 1, Е). Здесь днём окуни распределялись над валунами с глубин 5 м до дна, максимальная их плотность (3–5 экз./м<sup>3</sup>) была на глубинах 8–13 м, выше зоны термоклина (+15 °С) [Gomelyuk, Markevich, 1987]. Более низкую температуру воды рыбы либо избегали, либо были при ней малоактивны, поэтому склоны были заселены окунями не более чем на 30 % площади. Несколько сотен рыб населяли замыкающую гряду (Рис. 1, D), на левом склоне (Рис. 1, С) их было не больше сотни. На правом склоне на трансекте площадью 100 м<sup>2</sup> встречалось от 35 до 130 особей (Рис. 1, А) [Гомелюк и др., 1985], а общее число их здесь было не больше 200. В куту бухты окуней днём не было (Рис. 1, В).

С середины 1980-х и до середины 1990-х годов отмечено существенное снижение численности группировки восточного окуня. Так, в 1987 г. здесь насчитывалось всего лишь 230 особей (Таблица). Основная группа рыб располагалась на глубине около 15 м на внешнем склоне бухты, небольшая часть - на замыкающей гряде и правом склоне (Рис. 1, Е). Почти все особи были крупные, старших возрастов, молодых — не более 15 %. С середины 1990-х годов началось увеличение численности восточного окуня, которое сохраняется до настоящего времени (Таблица; Рис. 2).

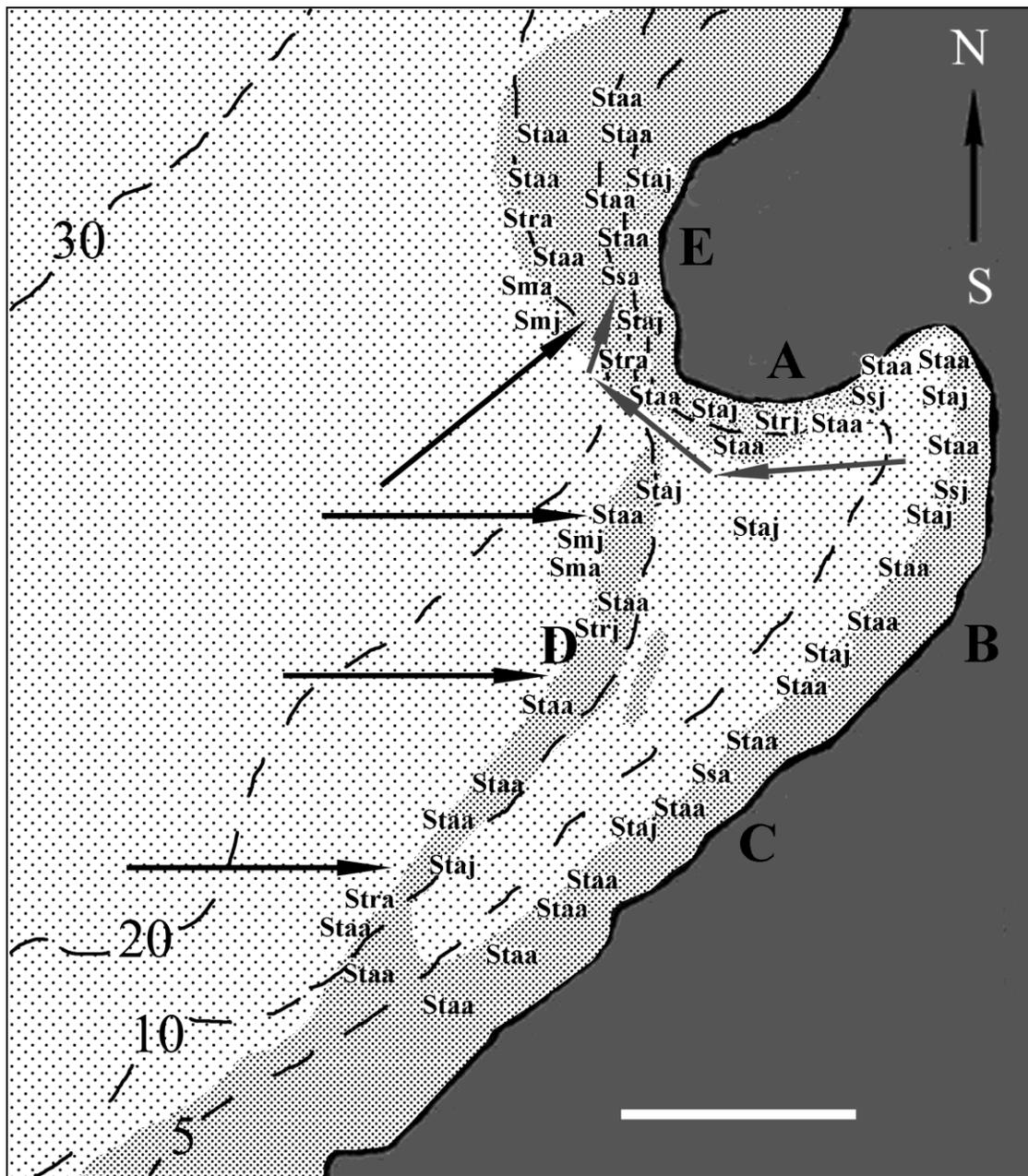


Рисунок 1. Схема бухты на севере о-ва Большой Пелис и распределение сеголетков (juv.) и взрослых (ad.) морских окуней *Sebastes* на полигоне исследований. Легенда: 5, 10, 20 — изобаты, (⊙) — валунный грунт, (⊙) — песчаный грунт, (→) — течения, N — север, S — юг, A — правый склон бухты, B — кутовая часть бухты, C — левый склон бухты, D — замыкающая подводная гряда, E — внешний склон бухты. Масштаб — 100 м. Сокращения видовых названий морских окуней: Staj — *S. taczanowskii*, juv., Staa — *S. taczanowskii*, ad., Strj — *S. trivittatus*, juv., Stra — *S. trivittatus*, ad., Ssj — *S. schlegelii*, juv., Ssa — *S. schlegelii*, ad., Smj — *S. minor*, juv., Sma — *S. minor*, ad.

Figure 1. Schematic map of the bay on the north of Bol'shoi Pelis Island and distribution of young-of-the-year (juv.) and adult (ad.) rockfish *Sebastes* within research polygon. Legend: 5, 10, 20 — isobaths, (⊙) — boulder, (⊙) — sand, (→) — current, N — north, S — south, A — right bay slope, B — end part of bay, C — left bay slope, D — underwater closing ridge, E — external slope of bay. Scale — 100 m. Abbreviations of rockfish *Sebastes* species as follows: Staj — *S. taczanowskii*, juv., Staa — *S. taczanowskii*, ad., Strj — *S. trivittatus*, juv., Stra — *S. trivittatus*, ad., Ssj — *S. schlegelii*, juv., Ssa — *S. schlegelii*, ad., Smj — *S. minor*, juv., Sma — *S. minor*, ad.

В последние годы рыбы распространились на большую часть внешнего склона бухты (Рис. 1, Е), заполнив её на 50–70 %, плотность их доходила до 4–12 экз./м<sup>3</sup>. При этом температура воды в нижней части склона стала достигать +17–19 °С, оставаясь стабильной в течение августа и сентября, лишь изредка резко понижаясь на короткое время (Рис. 3). На 100-метровой трансекте в 2014–2017 гг. насчитывалось от 470 до 1340 средневозрастных рыб *TL* 150–210 мм, распределяющиеся в 1–2 м от грунта отдельными группами по 12–30 рыб. На 25-метровой трансекте правого склона бухты насчитывали от 100 до 380 особей [Маркевич, 2014, 2018]. Стая окуней, находящаяся в толще воды, состояла из нескольких группировок. До 1,5 м от дна занимали самые крупные экземпляры старших возрастов, средневозрастные поднимались до 3 м, а молодые выходили ещё выше на 1–1,5 м (Рис. 4). При появлении опасности (потенциальные хищники — ларга *Phoca largha* и бакланы *Phalacrocorax* sp.) стая быстро и синхронно движется к убежищам под валунами [Gomelyuk, Markevich, 1987]. Заметное перераспределение окуней у склона происходит в зависимости от наличия корма (Рис. 1). Подходящее к бухте течение перемещает по ней массу зоопланктона [Маркевич, 1998; Гомелюк и др., 1985], определяя тем самым месторасположение стаи [Маркевич, 2018] либо вдоль склона, либо ближе ко дну, концентрируясь до 20 экз./м<sup>3</sup>. Рыбы собирались и на мелководье склона, когда здесь проходили стаи короткоперой песчанки *Hypoptychus dybowskii*, японского анчоуса *Engraulis japonicas*, или на воду падала масса муравьёв в летучей стадии. Тогда даже крупные окуни, обитающие на глубинах 13–15 м, поднимались к поверхности для охоты. Похожее распределение восточного окуня наблюдалось у всех валунных склонов бухты. Рыбы выходили в толщу воды не более чем на 2,5 м, стаи занимали вдоль нижних краёв склонов не более 5 м, а в куту бухты — 3 м (Рис. 1, В). На замыкающей гряде (Рис. 1, D) большая часть стаи концентрировалась вблизи левой стороны бухты — сюда подходила основная ветвь заходящего течения. Здесь встречались, в основном, рыбы младших и средних возрастов, старших было не более 10 %.

**Таблица. Численность сеголетков (juv.) и взрослых (ad.) морских окуней *Sebastes* на полигоне наблюдений у о-ва Большой Пелис в 1981–2017 гг.**

**Table. Abundance of young-of-the-year (juv.) and adult (ad.) rockfish *Sebastes* within research polygon near Bol'shoi Pelis Island during 1981–2017**

Вид и возрастная группа морских окуней	Численность рыб у о-ва Большой Пелис в разные годы, экз.						
	1981	1987	1995	2003	2009	2012	2017
<i>S. taczanowskii</i> , juv.	142	38	830	550	2100	1470	1640
<i>S. taczanowskii</i> , ad.	3010	230	5015	11830	12160	8780	17450
<i>S. minor</i> , juv.	28	176	32	0	8	0	3
<i>S. minor</i> , ad.	310	1930	210	49	50	0	2
<i>S. trivittatus</i> , juv.	1	0	2	22	15	9	6
<i>S. trivittatus</i> , ad.	5	22	6	18	16	6	7
<i>S. schlegelii</i> , juv.	3	2		11	0	2	7
<i>S. schlegelii</i> , ad.	0	0	0	2	0	0	1

Примечание. Сведения за 1981, 1987, 1995, 2003, 2009 и 2012 гг. взяты из работ Маркевича [2004, 2013].

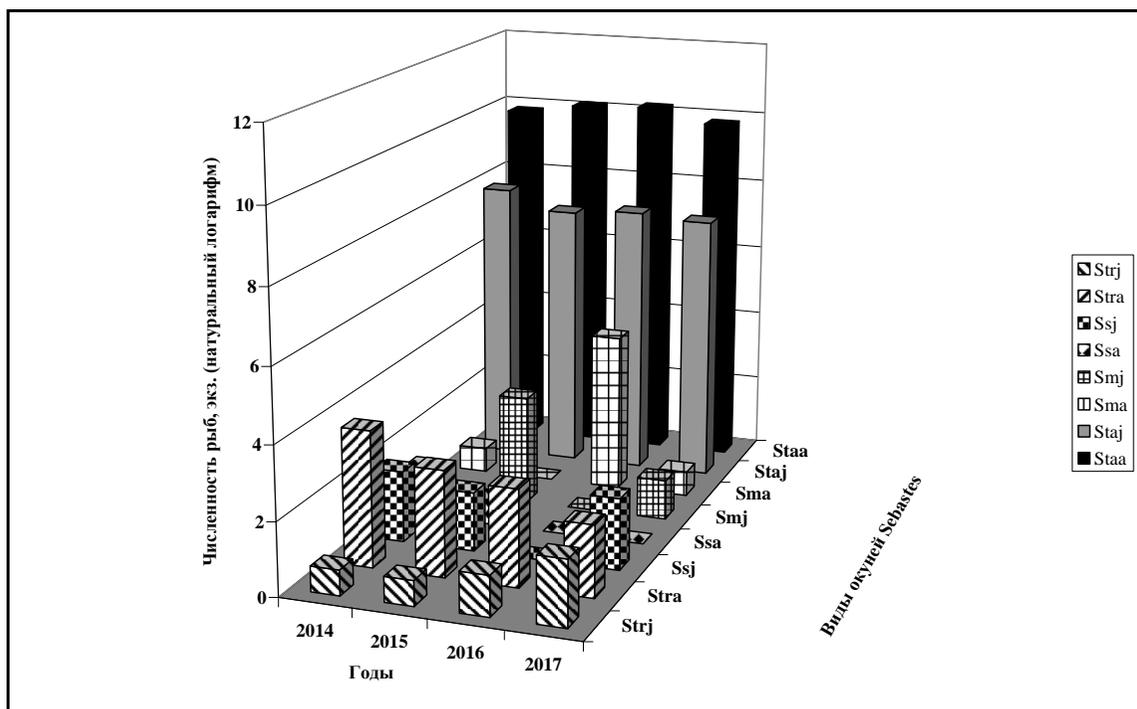


Рисунок 2. Численность сеголетков и взрослых морских окуней рода *Sebastes* на полигоне исследований у о-ва Большой Пелис в 2014–2017 гг. Аббревиатуры видов морских окуней, как на рис. 1.

Figure 2. Abundance of young-of-the-year and adult rockfish *Sebastes* within research polygon near Bol'shoi Pelis Island during 2014–2017. Abbreviations of rockfish *Sebastes* species according to Figure 1.

Вечером происходило перераспределение рыб по глубине и площади полигона. В 1980-х годах около 20 % рыб с внешнего и правого склонов переходили в середину бухты, где было большое поле zostеры *Zostera marina*. Меньшая часть рыб поднималась в верхний 5-метровый слой воды, а оставшиеся спускались к основанию склона на границу валунов и песка. В 1990-х гг., когда zostера в бухте была уничтожена морскими ежами, окуни продолжали ночную перекочевку в середину бухты, но в очень малом количестве. В последние годы рыбы пытались добывать корм в куту бухты на прилегающем к склонам песке. Основную долю рациона окуней составляют креветки, амфиподы и мелкие рыбы [Гомелюк и др., 1985; Gomelyuk, Markevich, 1987; Маркевич, 1988].

Сеголетки восточного окуня (TL 40 мм) распределялись обычно группами по 7–18 особей по мелководью (2–8 м) бухты и склонов (Рис. 1). В 1980-е годы они предпочитали концентрироваться на границе зарослей zostеры и песка, сейчас нередко встречаются у отдельных валунов и друз мидий. Но основная их масса в последние годы встречается на мелководье правого и внешнего склонов бухты (Рис. 1). Здесь же отдельные группы мальков часто образовывали общую стаю, длинной лентой тянувшуюся вдоль побережья в придонном слое воды. Температура воды во 2-й половине августа и сентябре здесь составляет +19–23 °С. При появлении хищников группы рассыпаются, мальки прячутся, прижимаясь ко дну. Количество

сеголетков в разные годы сильно варьирует. Если в 1980-е годы их было не более 200 особей, а в 1987 г. — ещё меньше, то в 1990-е гг. численность мальков увеличилась и составила в 2014–2017 гг. 1,5–2 тысячи рыб (Таблица, Рис. 2). Ночью сеголетки либо скрываются в щелях между валунами, либо распределяются по песчаному дну и пассивно лежат, маскируясь у отдельных камней.

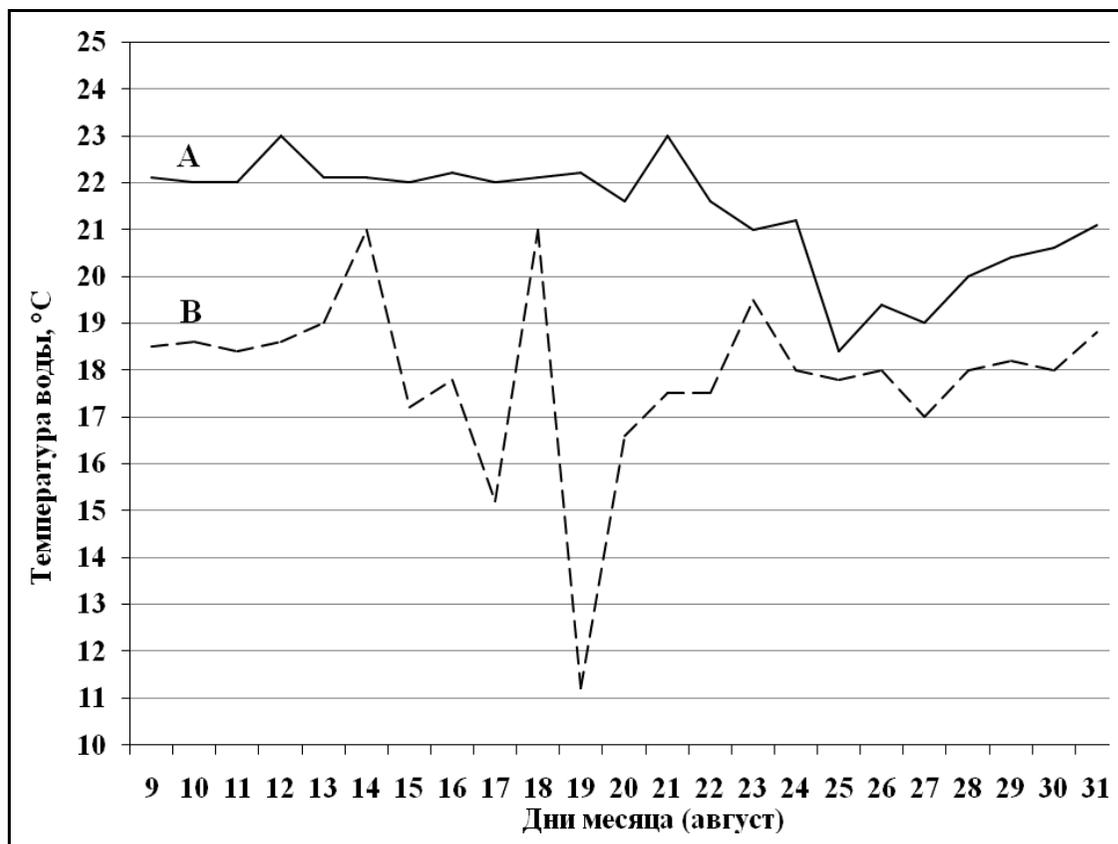


Рисунок 3. Температура воды на поверхности (А) и на глубине 12 м (В) на полигоне исследований у о-ва Большой Пелис в августе 2014 г.

Figure 3. Water temperature at the surface (A) and on the depth 12 m (B) within research polygon near Bol'shoy Pelis Island during the August 2014.

Менее распространённый на полигоне малый морской окунь имел следующее распределение. Взрослые рыбы ( $TL$  70–160 мм) в 1980-е годы встречались только в самых глубоководных участках полигона (15–26 м) — у нижних краёв внешнего склона и замыкающей гряды на границе с песком. Держались они несколькими плотными группами, состоящими из 10–30 особей. В конце 1980-х гг. численность их сильно выросла, превысив таковую у восточного окуня (Таблица). Группировка заняла большую часть низа внешнего и даже на правом склонах бухты, предпочитая температуру воды не выше +14–15 °С. Питались рыбы здесь зоопланктоном (преимущественно копеподами и мизидами), который приносило течение. В 1990-х гг. началось резкое снижение численности малого окуня: рыбы сначала начали встречаться малыми группами, а

затем исчезли полностью. После нескольких лет отсутствия после 2010 г. до настоящего времени они снова встречаются в самых глубоких местах, но единично и нерегулярно (Таблица, Рис. 2).



Рисунок 4. Стая восточного морского окуня *Sebastes taczanowskii* у внешнего склона бухты о-ва Большой Пелис. Автор фото А. И. Маркевич.

Figure 4. Shoal of white-edged rockfish *Sebastes taczanowskii* near external slope of Bol'shoi Pelis Island' bay.

Сеголетки малого окуня ( $TL$  30 мм) обитали вместе со взрослыми особями, предпочитая меньшие глубины у внешней стороны замыкающей гряды (12–17 м) (Рис. 1). Численность их во все годы наблюдений была низка, около 10–20 % от общего количества взрослых (Таблица). Мальки образовывали крупные стаи (до 100 экз. и больше) с малыми расстояниями между особями, часто поднимаясь в толщу воды. Как и взрослые рыбы, мальки снова начали встречаться в небольшом количестве в 2014–2017 гг. у замыкающей гряды в начале октября при падении температуры воды до +11–12 °С (Рис. 2). И взрослые, и мальки малого окуня не прячутся от хищников между валунами, а уходят от опасности всей группой.

Основная группировка взрослых особей ещё одного вида окуней рода *Sebastes* — жёлтого окуня ( $TL$  220–400 мм) обитала на нижней части внешнего склона бухты на глубинах от 12 до 26 м (Рис. 1, 5). По несколько рыб встречались у внешнего края замыкающей гряды. В августе рыбы обычно распределялись поодиночке и небольшими группами (до 4 особей) в метровом слое воды над валунами среди стаи восточного окуня, были малоподвижны, подолгу обитали на

«своём» участке площадью 15–20 м<sup>2</sup>. В сентябре окуни становились более подвижными, чаще смещались вдоль склона, участки их увеличивались до 100 м<sup>2</sup>. При понижении температуры воды в октябре жёлтые окуни иногда поднимались к низу правого склона, до глубин 7–8 м. Основной рацион вида состоит из рыб (нередко молоди других видов окуней), декапод и эхиурид. Общая численность окуня на полигоне во все годы наблюдений была низка и варьировала от 5 до 41 особи — максимума, зарегистрированного в 2014 г. (Таблица, Рис. 2) [Маркевич, 1998, 1990, 2013].

Сеголетки жёлтого окуня *TL* 50–60 мм обычно распределялись поодиночке на внешнем склоне, замыкающей гряде и правой стороне бухты до глубин 10–15 м (Рис. 1). Численность их на полигоне во все годы наблюдений была низка и близка к численности взрослых, максимум был отмечен в 2003 г. — 22 особи (Таблица). В последние годы число мальков снизилось до нескольких рыб (Рис. 2). Обитают сеголетки в придонном слое, собираются в группы очень редко, в толщу воды не поднимаются.

Наиболее редко встречающимся на полигоне в течение всего периода наблюдений был тёмный окунь. На глубинах от 2 до 5 м внешнего и левого склонов бухты (Рис. 1) изредка встречались от 1 до 3 взрослых особей (*TL* 170–250 мм) (Таблица). Основной пищей взрослых являются рыбные объекты. В придонном слое собираются и взрослые и мальки. Сеголетки *TL* 60–80 мм встречались чаще, обитая преимущественно на мелководье правого склона бухты и в её куту у зарослей зостеры. Когда было поле зостеры, в бухте находились от 3 до 8 рыб. Наибольшее количество молоди (14 экз.) в последние годы было отмечено в 2016 г. (Рис. 2). Но сеголетки здесь не оставались на следующий год, и количество взрослых рыб не увеличивалось.

Результаты работы показали, что морские окуни рода *Sebastes* распределяются по территории побережья морского заповедника в соответствии со своими экологическими потребностями. Восточный окунь является наиболее массовым видом на полигоне и на всей акватории заповедника благодаря своей способности обитать в широком диапазоне условий и большой трофической пластичности. В начале 1980-х гг. группировка восточного окуня занимала преимущественно средние глубины валунных склонов. Увеличение её численности и распространение глубже ограничивала низкая температура воды, избегаемая рыбами. По мере прогрева вод территория, используемая восточными окунями, расширялась, рыбы охотились за наиболее крупным, энергетически выгодным кормом — рыбой и креветками. В течение нескольких лет пополнение группировки в объёме 10–15 % мальков от общего количества рыб обеспечивало стабильный уровень численности. В конце 1980-х годов стая восточного окуня уменьшилась, вероятно, из-за низкой температуры воды [Gomelyuk, Markevich, 1987; Маркевич, 1998].



Рисунок 5. Взрослый жёлтый морской окунь *Sebastes trivittatus* (на переднем плане) в стае восточного морского окуня *S. taczanowskii* у внешнего склона бухты о-ва Большой Пелис. Автор фото А. И. Маркевич.

Figure 5. Adult threestripe rockfish *Sebastes trivittatus* (on the foreground) in the shoal of white-edged rockfish *S. taczanowskii* near external slope of Bol'shoy Pelis Island' bay.

С середины 1990-х гг. началось существенное повышение численности группировки на полигоне, как и во всём заливе Петра Великого. Этому благоприятствовало достоверное повышение температуры воды, случившееся на рубеже веков и до последнего времени [Гайко, 2017; Ростов и др., 2016]. В середине 1990-х годов температура возросла на 0,7–0,8° по сравнению с серединой 1980-х [Зуенко, 2002], когда, по-видимому, произошёл перелом [Давыдова, 2004]. Непосредственно на полигоне наблюдений температура воды на поверхности в 2000-е годы в сентябре ежегодно была выше на 1,6–2,5 °С по сравнению с 1980-ми годами. Это привело, например, к сдвигу сроков нереста тихоокеанской волosatки *Hemitripterus villosus* на мелководье на более поздние даты [Markevich, 2019]. Воды прогретого поверхностного слоя с локальными течениями (Рис. 1) уходят в подповерхностный слой, отепляя его, что повлияло на максимально широкое распределение окуней по территории полигона и их пищедобывательную активность.

Возможно, ещё одним фактором среды, благоприятным для восточного окуня, стало меньшее количество тайфунов, проходящих через акваторию заповедника и, как следствие, меньшее волнение, влияющее на перемешивание вод и подъём холодных глубинных вод, как это отмечалось в Южно-Китайском

море [Pan, Sun, 2013]. Как следствие, температура воды на глубинах 12–25 м стала стабильно более высокой на более продолжительный период, чем в 1980-х гг. Вместе с тем, заметно снизилась прозрачность воды, что объясняется увеличившимся количеством планктона в толще воды. Эта ситуация стала типичной в августе-сентябре в 2000-х годах, её иллюстрирует рисунок 3, приведённый в данной работе.

Температурные условия определяют и численность пополнения восточного окуня. Так, прямая связь между температурой и количеством личинок и мальков восточного окуня показана в работе И. В. Епур и А. А. Баланова [2015], проведённой на акватории морского заповедника. В 2007 и 2009 годах, которые эти авторы указывают как относительно «холодные», частота встречаемости пополнения восточного окуня в ихтиопланктонных пробах в июле составляла 0 и 4,2 %, соответственно. А в «тёплые» годы (2008 и 2010 гг.) 17,4 и 34,8 %, соответственно [Епур, Баланов, 2015], что многократно выше, чем в «холодные» годы.

В начале 2000-х гг. численность группировки восточного окуня возросла. Рыбы заселили все пригодные для них прибрежные субстраты, например, появились на глубинах 1,0–2,5 м в куту бухты. В настоящее время рыбы максимально используют площадь полигона и перемещаются туда, где концентрируются наиболее плотные скопления корма. По сравнению с 1980-ми годами произошли изменения в составе питания взрослого восточного окуня. После исчезновения поля zostеры в бухте, где рыбы добывали рыб и декапод у дна, они переориентировались на питание зоопланктоном и планктоноядными рыбами (короткопёррой песчанкой и японским анчоусом) в толще воды. Для личинок и мальков кормовые условия в 2000-е годы стали более благоприятными, как из-за повышения температуры воды, так и вследствие увеличения количества доступного корма — зоопланктона [Долганова, Надточий, 2015].

Похожая ситуация описана для тихоокеанского побережья Северной Америки, где популяции некоторых видов морских окуней тоже увеличили свою численность, несмотря на стабильный уровень вылова [Love et al., 1998; Bennett et al., 2004; Tolimieri, Levin, 2005; Stephens et al., 2006]. По-видимому, главным фактором такого увеличения численности некоторых видов морских окуней на обоих берегах Тихого океана являются климатические изменения, проявляющиеся в повсеместном повышении температуры воды.

Вместе с увеличением численности восточного окуня в группировке возросла доля рыб старших возрастов, и в несколько раз увеличилась плотность рыб в районе их основного обитания на полигоне — на внешнем склоне. По-видимому, такое резкое увеличение плотности скоплений и рост численности рыб явились аномально высокими для восточного окуня, что привело к саморегуляции (снижению численности) группировки из-за локализация паразита *Clavinema mariae* (Nematoda: Philometridae) в гонадах у 75 % самок и 33,3 % самцов

старших, наиболее высокопродуктивных возрастов [Маркевич, Буторина, 2005], вследствие этого гонады разрушались, уменьшался вымет личинок, падала численность пополнения. Заражение нематодами было отмечено и у тёмного окуня в условиях высокой плотности при искусственном выращивании в садках [Han et al., 2017]. В последние годы нами регистрируется изменение возрастной структуры группировки восточного окуня, до 75–80 % её численности составляют 2–4-летние рыбы. Старшевозрастные рыбы реже питаются зоопланктоном. Большая часть их заражена паразитами, поэтому уровень смертности высок. Однако структура группировки с достаточно высокой долей возрастных особей является более стабильной для популяции в целом, как было обнаружено у морских окуней побережья США [Berkeley et al., 2004]. Поэтому возможно повторение снижения численности восточного окуня, как это происходило в конце 1980-х годов.

Малый окунь, по нашему мнению, является антиподом восточного окуня. Он предпочитает пониженную температуру воды, обитает на больших глубинах, не использует укрытия между валунами, постоянно питается зоопланктоном, поэтому не вся территория полигона пригодна для его обитания. Колебания его численности прямо связаны с повышением придонной температуры воды. Вторым фактором, ограничивающим его численность на полигоне в настоящее время, могут быть конкурентные отношения с восточным окунем. У представителей обоих видов нами регистрируется большое перекрытие по пространственной нише (84 %). По трофической нише конкуренция ранее была невысокой (17 %), но, по-видимому, резко выросла после перехода восточного окуня на преимущественное питание зоопланктоном.

Как и для малого окуня, для взрослых особей жёлтого окуня не вся площадь полигона пригодна для обитания. Он предпочитает глубины более 10 м, но к температурным условиям толерантен. Численность окуня низка повсеместно на акватории заповедника. Она определяется наличием пригодного типа грунта, доступными кормовыми ресурсами в отдельных локальных обитаниях, внутривидовыми территориальными отношениями и балансом эмиграции и иммиграции рыб между близлежащими обитаниями. Видимо, этими причинами, наряду с эндогенными ритмами колебаний, в совокупности и объясняются изменения численности жёлтого окуня на полигоне. Сложно точно определить, какие из этих факторов является ведущими. Для этого необходимы экспериментальные работы, а не только прямые наблюдения.

Так же сложно объяснить и очень низкую численность на полигоне тёмного окуня. В близких по рельефу участках побережья морского заповедника их встречается немного больше. Возможно, здесь первостепенную роль играет фактор конкурентного исключения. Нами было

отмечено, что тёмного окуня из совместных местообитаний иногда прямо изгоняет жёлтый. Основными причинами изменений численности жёлтого и тёмного окуней являются, по-видимому, эндогенные ритмы, как отмечено для ряда других рыб [Шунтов, 2017].

Таким образом, проведённые исследования выявили закономерности распределения по территории и динамику численности морских окуней рода *Sebastes*, обитающих в Дальневосточном морском заповеднике. Климатические изменения последних 25 лет вызвали повышение температуры воды. Это повлекло за собой закономерные изменения в пространственном распределении, численности группировок и составе питания восточного и малого окуней. Для теплолюбивого восточного окуня изменения оказались благоприятными. Представители этого вида повсеместно увеличили свою численность в заповеднике и стали играть более значимую роль в трофических цепях прибрежного сообщества рыб. Но излишне высокое увеличение плотности группировок повлияло на их возрастную структуру. Колебания численности стали регулироваться внутривидовыми механизмами. Повышение температуры воды сказалось отрицательно на холодолюбивого малого окуня. Вид резко снизил свою численность, которая находится на низком уровне до сих пор. Пространственное распределение и динамика численности остальных двух видов окуней - жёлтого и тёмного, в течение долгих лет находятся на оптимальном уровне и регулируются внутривидовыми популяционными процессами.

### Литература

- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. В 2-х т. Т. 2. Москва: Мир, 1989. 477 с.
- Вдовин А. Н., Зуенко Ю. И. Вертикальная зональность и экологические группировки рыб залива Петра Великого // Известия ТИНРО. 1997. Т. 122. С. 152–176.
- Гайко Л. А. Изменчивость температуры воды и воздуха вдоль побережья Приморского края за последние десятилетия по сравнению с климатической нормой // Природа без границ. Сб. докл. XI межд. экол. форума, Владивосток, 30–31 октября 2017 г. – Владивосток: МГУ, 2017. С. 82–85.
- Гомелюк В. Е., Маркевич А. И., Леунов В. П. Суточная ритмика активности восточного морского окуня в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. 1985. № 3. С. 68–71.
- Давыдова С. В. Динамика численности основных массовых эпипелагических видов рыб в Японском море и факторы, её обуславливающие // Известия ТИНРО. 2004. Т. 137. С. 119–143.
- Долганова Н. Т., Надточий В. В. Состав, сезонная и межгодовая динамика зоопланктона залива Петра Великого // Известия ТИНРО. 2015. Т. 181. С. 169–190.
- Елур И. В., Баланов А. А. Видовой состав и сезонная динамика ихтиопланктона прибрежной зоны западной части залива Петра Великого Японского моря в 2007–2010 гг. // Вопросы ихтиологии. 2015. Т. 55. № 4. С. 397–410.
- Зуенко Ю. И. Сезонная и межгодовая изменчивость температуры воды в северо-западной части Японского моря // Известия ТИНРО. 2002. Т. 131. С. 3–21.

- Маркевич А. И. Характер использования территории и хоминг у восточного морского окуня *Sebastes taczanowskii* (Steindachner) // Вопросы ихтиологии. 1988. Т. 28. № 2. С. 344–345.
- Маркевич А. И. Особенности использования территории у трёхполосого морского окуня *Sebastes trivittatus* Hildendorf в заливе Петра Великого Японского моря // Распространение и экология современных и ископаемых морских организмов. Владивосток: ДВО АН СССР. 1990. С. 97–101.
- Маркевич А. И. Состав группировок, экология и поведение морских окуней рода *Sebastes* Дальневосточного морского заповедника (залив Петра Великого, Японское море): автореферат диссертации на соискание степени кандидата биологических наук / ИБМ ДВО РАН. – Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 1998. 24 с.
- Маркевич А. И. Динамика численности некоторых видов рыб // Дальневосточный морской биосферный заповедник. Биота / ред. А. Н. Тюрин, А. Л. Дроздов. – Владивосток: Дальнаука, 2004. Т. 1. С. 478–480.
- Маркевич А. И. Динамика численности рыб-индикаторов – морских окуней рода *Sebastes*, в Дальневосточном морском биосферном заповеднике // X Дальневосточная конференция по заповедному делу. Благовещенск, 25–27 сентября 2013 г. Матер. конф. / отв. ред. А. Н. Стрельцов. – Благовещенск: изд. БГПУ, 2013. С. 210–213.
- Маркевич А.И. Характеристика сообщества рыб небольшой бухты острова Большой Пелис (Дальневосточный морской биосферный заповедник) // Биота и среда заповедников Дальнего Востока=Biodiversity and Environment of Far East Reserves. 2014. № 2. С. 144–166.
- Маркевич А. И. Распределение обычных рыб в прибрежных биотопах и численность тихоокеанской волosatки *Hemirhamphus villosus* на нерестилище у острова Большой Пелис (Дальневосточный морской заповедник) // Биота и среда заповедников Дальнего Востока=Biodiversity and Environment of Far East Reserves. 2018. № 4. С. 109–122.
- Маркевич А. И., Буторина Т. Е. Патологии и инвазии паразитами некоторых морских рыб у острова Большой Пелис (Дальневосточный морской биосферный заповедник) // Вопросы рыболовства. 2005. Т. 6. № 4 (24). С. 781–790.
- Ростов И. Д., Рудых Н. И., Ростов В. И., и др. Тенденции климатических и антропогенных изменений морской среды прибрежных районов России в Японском море за последние десятилетия // Известия ТИНРО. 2016. Т. 186. С. 163–181.
- Шунтов В. П. Об упрощенных трактовках лимитирующих факторов и динамики численности некоторых промысловых рыб дальневосточных вод // Известия ТИНРО. 2017. Т. 189. С. 35–51.
- Bennett W. A., Roinestad K., Rogers-Bennett L., et al. Inverse regional responses to climate change and fishing intensity by the recreational rockfish (*Sebastes* spp.) fishery in California // Can. J. Fish. and Aquat. Sciences. 2004. V. 61. №4 12: P. 2499–2510. doi.org/10.1139/f04-203.
- Berkeley S. A., Hixon M. A., Larson R. J., et al. Fisheries sustainability via protection of age structure and spatial distribution of fish populations // Fisheries. 2004. Vol. 29, No. 8. P. 23–32. doi.org/10.1577/1548-8446(2004)29[23:FSVPOA]2.0.CO;2.
- Dolganov S. M., Tyurin A. N. Far Eastern Marine Biosphere Reserve (Russia) // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2014. № 2. P. 76–87.
- Gomelyuk V. E., Markevich A. I. Spatial structure of groups and the behavior of eastern rockfish in the Far Eastern Marine Reserve // Soviet Journal of Marine Biology. 1987. Vol. 13, no. 3. P. 289–294.
- Han H.-J., Seo J. S., Park J. S., et al. First report of *Clavinema mariae* (Nematoda: Philometridae) in cultured rockfish, *Sebastes schlegelii*, in Cheonsuman (Bay) the Republic of Korea // Korean Journal of Parasitology. 2017. Vol. 55, no. 2. P. 219–224.
- Love M. S., Caselle J. E., Herbinson K. Declines in nearshore rockfish recruitment and populations in the southern California Bight as measured by impingement rates in coastal electrical power generating stations // Fishery Bulletin. 1998. Vol. 96. P. 492–501.

- Markevich A. I. Dynamics of the reproduction period of the sea raven *Hemitripterus villosus* (Hemitriptoridae) in the southwestern part of Peter the Great Bay: results of 20-year monitoring (1997–2016) // *Journal of Ichthyology*. 2019. Vol. 59, no. 1. P. 31–37.
- Pan J., Sun Y. Estimate of ocean mixing layer deepening after a typhoon passage over the South China sea by using satellite data // *Journal Phys. Oceanogr.* 2013. Vol. 43. P. 498–506.
- Sanderson S.L., Solonsky A.C. Comparison of a rapid visual and a strip transect technique for censusing reef fish assemblages // *Bulletin of Marine Sciences*. 1986. Vol. 39, no. 1. P. 119–129.
- Stephens J., Wendt D., Wilson-Vanderberg D. et al. Rockfish resources of the south central California coast: analysis of the resource from party boat data, 1980–2005 // *CalCOFI Report*. 2006. Vol. 47. P. 140–155.
- Tolimieri N., Levin P. S. The roles of fishing and climate in the population dynamics of bocaccio rockfish // *Ecol. Appl.* 2005. Vol. 15, no. 2. P. 458–468. doi.org/10.1890/03-5376.

## Spatial Distribution and Dynamics of Rockfish *Sebastes* Abundance in Far Eastern Marine Reserve

A. I. Markevich

National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences  
Vladivostok, 690041, Russian Federation  
*e-mail: alexmarkfish@mail.ru*

### Abstract

Territorial distribution and dynamics of abundance of rockfish *Sebastes* Cuvier: white-edged, threestripe, minor and Korean rockfish are studied on the basis of long-term observations (1981–2017). It was revealed, that main defining factors of fish distribution are depth and temperature of water, presence of shelters and food. Sharp increasing of white-edged rockfish abundance and decreasing of minor rockfish initially were in the mid- of 1990 years, those changes are maintained at present. The key factors at the initial stage of abundance changes were climatic changes (increasing of water temperature), and at the subsequent stage – inner population regulating mechanisms. Dynamics of threestripe and Korean rockfishes abundances is defined by population endogenous rhythms of these fishes.

**Key words:** rockfish, *Sebastes* Cuvier, fish abundance, water temperature, marine reserve, Sea of Japan.

### References

- Begon M., Harper J., Townsend C., 1989, *Ekologiya. Osobi, populatsii i soobschestva. Tom 2* [Ecology. Individuals, populations and communities. Volume 2], 477 p., Mir, Moscow. (in Russ.)
- Bennett W. A., Roinestad K., Rogers-Bennett L., et al., 2004, Inverse regional responses to climate change and fishing intensity by the recreational rockfish (*Sebastes* spp.) fishery in California, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 61, no. 12, pp. 2499–2510.
- Berkeley S. A., Hixon M. A., Larson R. J., et al., 2004, Fisheries sustainability via protection of age structure and spatial distribution of fish populations, *Fisheries*, vol. 29, no. 8, pp. 23–32.
- Davydova S. V., 2004, Dinamika chislennosti osnovnyh massovyh epipelagicheskikh vidov ryb v Yaponskom more i factory ego obuslavlivayushchie [Dynamics of structure of fish community in epipelagial of the Japan Sea in the second half of the XX century], *Izvestiâ Tihookeanskogo naučno-issledovatel'skogo rybohozâjstvennogo centra*, vol. 137, pp. 119–143. (in Russ.)
- Dolganov S. M., Tyurin A. N., 2014, Far Eastern Marine Biosphere Reserve (Russia), *Biodiversity and Environment of Far East Reserves*, no. 2. pp. 76–87.

- Dolganova N. T., Nadtochy V. V., 2015, Sostav, sezonnaya i mezhgodovaya dinamika zooplanktona zaliva Petra Velikogo [Composition, seasonal and interannual dynamics of zooplankton in Peter the Great Bay (Japan Sea)], *Izvestiâ Tihookeanskogo nauchno-issledovatel'skogo rybohozâjstvennogo centra*, vol. 181, pp. 169–190. (in Russ.)
- Epur I. V., Balanov A. A., 2015, Species composition and seasonal dynamics of the ichthyoplankton of the coastal zone of the western part of Peter the Great Bay of the Sea of Japan in 2007–2010, *Journal of Ichthyology*, vol. 55, no. 4, pp. 464–477.
- Gayko L. A., 2017, Izmenchivost' temperatury vody i vozdukhâ vdol' poberezh'ya Primorskogo Kraya za posledniye desyatiletiya po sravneniyu s klimaticheskoy normoy [Variability of Water and Air Temperature Along the Coast of Primorsky Territory over the Past Decade Compared to the Climatic Norm], in T. S. Vschimkova (ed.), *Priroda bez granits. Sbornik dokladov XI mezhdunarodnogo ekologicheskogo foruma, Vladivostok, 30–31 Oktyabrya, 2017* [Nature without borders, Proceedings of the XI International Ecological Forum, Vladivostok, October 30–31, 2017], pp. 82–85, Maritime State University, Vladivostok. (in Russ.)
- Gomelyuk V. E., Markevich A. I., 1987, Spatial structure of groups and the behavior of eastern rockfish in the Far Eastern Marine Reserve, *Soviet Journal of Marine Biology*, vol. 13, no. 3, pp. 289–294.
- Gomelyuk V. E., Markevich A. I., Leunov V. P., 1985, Sutochnaya ritmika aktivnosti vostochnogo morskogo okunya *Sebastes taczanowskii* v zalive Petra Velikogo Yaponskogo morya [Daily dynamics of behavioural activity of the rockfish *Sebastes taczanowskii* in Peter the Great Bay, Sea of Japan], *Biologiya morya*, vol. 25, no. 3, pp. 68–71. (in Russ.)
- Han H.-J., Seo J. S., Park J. S., et al., 2017, First report of *Clavinema mariae* (Nematoda: Philometridae) in cultured rockfish, *Sebastes schlegeli*, in Cheonsuman (Bay) the Republic of Korea, *Korean Journal of Parasitology*, vol. 55, no. 2, pp. 219–224.
- Love M. S., Caselle J. E., Herbinson K., 1998, Declines in nearshore rockfish recruitment and populations in the southern California Bight as measured by impingement rates in coastal electrical power generating stations, *Fishery Bulletin*, vol. 96, pp. 492–501.
- Markevich A. I., 1988, Harakter ispolzovaniya territorii i homing u vostochnogo morskogo okunya *Sebastes taczanowskii* (Steindachner) [Character of territory using and homing at eastern rockfish *Sebastes taczanowskii* (Steindachner)], *Voprosy ikhtyologii*, vol. 28, no. 2, pp. 344–345. (in Russ.)
- Markevich A. I., 1990, Osobennosti ispolzovaniya territorii u trehpolosogo morskogo okunya *Sebastes trivittatus* Hildendorf v zalive Petra Velikogo Yaponskogo morya, in Levin V. S., Evseev G. A. (eds.), *Rasprostranenie i ekologiya sovremennyh i iskopaemyh morskikh organizmov* [Distribution and ecology of modern and ancient organisms], pp. 97–101, DVO AN SSSR, Vladivostok. (in Russ.)
- Markevich A. I., 1998, *Sostav gruppировок, ekologiya i povedenie morskikh okunej roda Sebastes Dal'nevostochnogo morskogo zapovednika (zaliv Petra Velikogo, Yaponskoe more): avtoreferat diss.... kand. biol. nauk* [Composition of groups, ecology and behaviour of rockfish genus *Sebastes* of Far Eastern marine reserve (Peter the Great Bay, Sea of Japan), 24 p., IBM DVO RAN, Vladivostok (in Russ.)
- Markevich A. I., 2004, Dinamika chislennosti nekotorykh vidov ryb [Dynamics of abundance of some fish species], in Tyurin A. N., Drozdov A. L. (eds.) *Dal'nevostochnyy morskoy biosfernyy zapovednik, Tom 1, Biota* [Far-Eastern Marine Biosphere Reserve, vol. 1, Biota], 848 p., Dalnauka, Vladivostok (in Russ.)
- Markevich A. I., 2013, Dinamika chislennosti ryb-indikatorov – morskikh okunej roda *Sebastes*, v Dal'nevostochnom morskoy biosfernyy zapovednik, in A. N. Strel'tsov (otv. red.), *X Dal'nevostochnaya konferenciya po apovednomu delu. Materialy konferencii. Blagoveshchensk, 25–27 sentyabrya 2013 g.* [in A. N. Strel'tsov (editor-in-chief), Proceedings of X Far-Eastern Conference on Nature Conservation Problems, Blagoveshchensk, 25–27 September, 2013], pp. 210–213, BSPU, Blagoveshchensk. (in Russ.)

- Markevich A. I., 2014, Kharakteristika soobshchestva ryb nebol'shoy bukhty ostrova Bol'shoy Pelis (Dal'nevostochnyy morskoy biosfernyy zapovednik) [Fish community characteristics of a small bay of Bol'shoy Pelis Island (Far Eastern Marine Biosphere Reserve)], *Biodiversity and Environment of Far East Reserves*, no. 2, pp. 144–166. (in Russ.)
- Markevich A. I., 2018, [Distribution of common fish in the nearshore biotopes, and number of sea raven *Hemitripterus villosus* females on the spawning ground near Bol'shoy Pelis Island (Far Eastern Marine Biosphere Reserve)], *Biodiversity and Environment of Far East Reserves*, no. 4, pp. 109–122. (in Russ.)
- Markevich A. I., 2019, Dynamics of the reproduction period of the sea raven *Hemitripterus villosus* (Hemitripterae) in the southwestern part of Peter the Great Bay: results of 20-year monitoring (1997–2016), *Journal of Ichthyology*, vol. 59, no. 1, pp. 31–37.
- Markevich A. I., Butorina T. E., 2005, Patologii i invazii parazitami nekotoryh morskikh ryb u ostrova Bol'shoy Pelis (Dal'nevostochnyy morskoy biosfernyy zapovednik) [Pathologies and parasitic invasions of marine fishes of Bol'shoy Pelis island (Far Eastern marine biosphere reserve)], *Problems of Fisheries*, vol. 6, no. 4 (24), pp. 781–790. (in Russ.)
- Pan J., Sun Y., 2013, Estimate of ocean mixing layer deeping after a typhoon passage over the South China sea by using satellite data, *Journal of Physical Oceanography*, vol. 43, no. 3, pp. 498–506.
- Rostov I. D., Rudikh N. I., Rostov V. I., et al., 2016, Tendencii klimaticheskikh i antropogennykh izmenenij morskoy sredy pribrezhnykh rajonov Rossii v Yaponskom more za poslednie desyatletiya [Tendencies of climatic and anthropogenic changes of marine environments in the coastal areas of Russia in the Japan Sea for the last decades], *Izvestiâ Tihookeanskogo naučno-issledovatel'skogo rybohozâjstvennogo centra*, vol. 186, pp. 163–181 (in Russ.).
- Sanderson S. L., Solonsky A. C., 1986, Comparison of a rapid visual and a strip transect technique for censusing reef fish assemblages, *Bulletin of Marine Sciences*, vol. 39, no. 1, pp. 119–129.
- Shuntov V. P., 2017, Ob uproshchennykh traktovkah limitiruyushchih faktorov i dinamiki chislennosti nekotoryh promyslovykh ryb dalnevostochnykh vod [On simplified interpretations of limiting factors and dynamics of abundance for some commercial fishes in the Far Eastern waters], *Izvestiâ Tihookeanskogo naučno-issledovatel'skogo rybohozâjstvennogo centra*, vol. 189, pp. 35–51. (in Russ.)
- Stephens J., Wendt D., Wilson-Vanderberg D., et al., 2006, *Rockfish resources of the south central California coast: analysis of the resource from party boat data, 1980–2005*, vol. 47, pp. 140–155, Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports, California.
- Tolimieri N., Levin P. S., 2005, The roles of fishing and climate in the population dynamics of bocaccio rockfish, *Ecological Applications*, vol. 15, no. 2, pp. 458–468.
- Vdovin A. N., Zuenko Ju. I., 1997, Vertikalnaya zonalnost i ekologicheskie gruppировки ryb zaliva Petra Velikogo [Vertical zonality and ecological groupings of fishes of Peter the Great Bay], *Izvestiâ Tihookeanskogo naučno-issledovatel'skogo rybohozâjstvennogo centra*, vol. 122, pp. 152–176. (in Russ.)
- Zuenko Ju. I., 2002, Sezonnaya i mezhgodovaya izmenchivost temperatury vody v severo-zapadnoj chasti Yaponskogo morya [Seasonal and interannual variability of water temperature in a northwestern part of Sea of Japan], *Izvestiâ Tihookeanskogo naučno-issledovatel'skogo rybohozâjstvennogo centra*, vol. 131, pp. 3–21. (in Russ.).