

БИОЛОГИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.541.(265.54)

DOI: 10.36038/0234-2774-2022-23-2-63-85

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕЛЬДИ
ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

© 2022 г. Л.А. Черноиванова

Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО), г. Владивосток, 690091
E-mail: chlas27@yandex.ru

Поступила в редакцию 22.02.2022 г.

Сельдь зал. Петра Великого (*Clupea pallasii*) обитает на южной окраине ареала вида, значительно уступает другим дальневосточным популяциям морских сельдей по уровню запасов, но периодически способна формировать относительно высокую численность. Многолетний анализ размерно-возрастного состава показал наличие в этой популяции группировок рыб, различающихся длительностью жизненного цикла, временем полового созревания, динамикой численности. Уровень запасов и успех репродуктивной стратегии сельди зал. Петра Великого определяют совпадение внутрипопуляционных факторов и благоприятных особенностей текущей климатической фазы. В каждом новых фоновых условиях популяция проходит начальный этап становления соответствующей репродуктивной организации, предшествующий нарастанию численности.

Ключевые слова: сельдь, численность, поколение, возраст, плодовитость, условия размножения

ВВЕДЕНИЕ

В водах материкового побережья Японского моря известны следующие популяции тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*: в Татарском проливе – декастринская, в водах северного Приморья – пластунно-нельминская, на юге Приморья – зал. Петра Великого, у берегов Корейского полуострова обитает сельдь корейского стада.

Нерест декастринской сельди приурочен к материковому и сахалинскому побережьям Татарского пролива: в водах западной части Татарского пролива нерестилища располагаются от м. Лазарева до зал. Советская Гавань, у сахалинского побережья – от м. Погиби до м. Корсакова (Пробатов, 1954; Пушникова, Ившина, 2006, 2008). Районами нереста пластунно-нельминской популяции являются бухты приморского побережья от зал. Рында до бух. Нельма (Ам-

броз, 1931; Кагановский, 1938). Нерест сельди зал. Петра Великого проходит в прибрежной зоне залива от м. Суслова до м. Поворотного, за пределами залива нерестилища распространяются до м. Мраморного (зал. Ольги) (Амброз, 1931; Посадова, 1985а). Корейская сельдь до конца 70-х гг. XIX в. массово нерестовала у западных берегов п-ова Корея, к 1920-м гг., постепенно смещаясь в период нереста к южным и юго-восточным берегам, основные нерестовые подходы стали концентрироваться у восточных берегов Кореи и севернее, в Корейском заливе, где заметно повысилась её численность (Пробатов, 1954; Гаврилов, Посадова, 1982).

Обитающие в российских водах северо-западного побережья Японского моря популяции сельди являются относительно небольшими, с запасами, не превышающими 100 тыс. т. Наиболее

высокая их численность наблюдалась в конце XIX – начале XX вв., с середины 1950-х гг. происходило снижение уловов; в 1990-е гг. среднегодовой вылов для сельдей зал. Петра Великого, декастринской и пластуно-нельминской популяций сократился до уровня, близкого к 1 тыс. т в каждой (Амброз, 1931; Гаврилов, 1998; Науменко, 2001). В современный период биомасса сельди в подзоне Приморье находится на низком уровне и этот объект слабо используется промыслом. Несмотря на то, что данные популяции располагают нерестилищами в определенных прибрежных районах, они связаны миграциями и совместно функционируют как метапопуляция. Смешиваясь в нагульный период, часть производителей может подходить на соседние нерестилища. Пластуно-нельминская сельдь испытывает наибольшее влияние мигрантов, проявляющееся в периодическом исчезновении и возобновлении этого стада; источниками восстановления являются как соседние популяции сельди – зал. Петра Великого и декастринская, так и сахалино-хоккайдская. Существующий уровень миграций все же позволяет сельдям зал. Петра Великого и декастринской популяции сохранять свойственную им динамику численности (Черноиванова и др., 2017). Причем, географическое положение зал. Петра Великого на юге ареала морских сельдей дополнительно способствовало формированию некоторых биологических и экологических особенностей обитающей здесь популяции, таких как наиболее высокий темп роста рыб, начало нерестового сезона еще подо льдом в феврале-марте и продолжающегося до конца мая, длительный эмбриональный период (Науменко, 2001, 2002).

Цель данной работы – осветить историю промысла и изучения сельди

зал. Петра Великого, основные черты её биологии, состояние запасов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материалов по размерно-возрастному составу сельди в зал. Петра Великого в нерестовые сезоны был начат с середины 1920-х гг. и проводится до настоящего времени. Исходные биостатистические материалы были получены из литературных источников (Амброз, 1931; Посадова, 1985а), архивных материалов ТИНРО, на основании авторских наблюдений (1998–2020 гг.). В привлекаемых для анализа материалах использовали длину рыб по Смитту (*FL*); в качестве структуры, регистрирующей возраст, просматривали чешую.

Материалы и методы, которые применяли для характеристики индивидуальной плодовитости самок, формирования популяционной плодовитости, особенностей воспроизводства, динамики темпа роста сельди в зал. Петра Великого, подробно приводятся в соответствующих публикациях (Черноиванова, 2005, 2011, 2013, 2020).

В период 1964–2003 гг. запас рассчитывался по результатам контрольного лова в нерестовый период методами виртуальной популяции (VPA) (Бородин, 1982). В 2004–2016, 2019 гг. оценку состояния запасов осуществляли по результатам учётных донных траловых съёмок на НИС ТИНРО в нагульные сезоны (Состояние промысловых ресурсов ..., 2019). Расчёт запаса выполняли «методом площадей» (Аксютина, 1968). Величины коэффициента уловистости приняты с дифференцировкой по размерному и, соответственно, весовому составу сельди: при среднем весе рыб в улове 100 г и более коэффициент уловистости принимался равным 0,3, при весе от 30 до 100 г его величина снижалась

до 0,2, при весе менее 30 г – до 0,1 (Измятинский, 2005).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

История промысла

Данные о добыче нерестовой сельди в зал. Петра Великого известны с начала организации русского промысла с 1910 г. (рис. 1). Численность сельди в этом районе постепенно увеличивалась от 1913 г. к 1919 г., достигнув максимума в первой половине 1920-х гг., когда её уловы достигали 25 тыс. т, а количество промысловых участков доходило до 180. Начиная с 1929 г. запасы стали снижаться, и в 1933 г. общий улов нерестовой сельди составил менее 1 тыс. т, несмотря на большое количество выставленных неводов. Заметный подъём уловов, наблюдавшийся в середине 1950-х гг., не был длительным, уловы вскоре упали. Более мощная вспышка численности сельди произошла в конце 1970-х гг., но уже к середине 1980-х гг. запасы сельди в зал. Петра Великого многократно сократились и находились на низком уровне до 2000–2010 гг.

Уже в середине 1930-х гг. и в последующие годы промысел был фактически прекращен за исключением контрольного лова или жёстко лимитированной добычи. Длительный отрезок времени 1964–2008 гг. сельдь вылавливали в рамках контрольного лова.

Подконтрольные участки располагались в районах традиционных нерестилищ сельди: в заливах второго порядка – Амурском, Уссурийском, Славянском, Стрелок, Восток, Посыета. Контрольные невода выставлялись силами рыбопромысловых предприятий на период с февраля до конца мая, их количество варьировало от 23 (1982 г.) до 2 (2001 г.). В 1960-х и 1970-х гг. объёмы вылова контролировались количеством ставных неводов и районов лова. С 1983 г. устанавливалась величина вылова, которая не превышала годовой уровень естественной смертности (от 0,27 до 0,33). Начиная с 1993 г., учитывая низкий уровень численности сельди, возможный годовой вылов определялся в объёме половины коэффициента годовой смертности, или 10–15% от общего запаса (рис. 2).

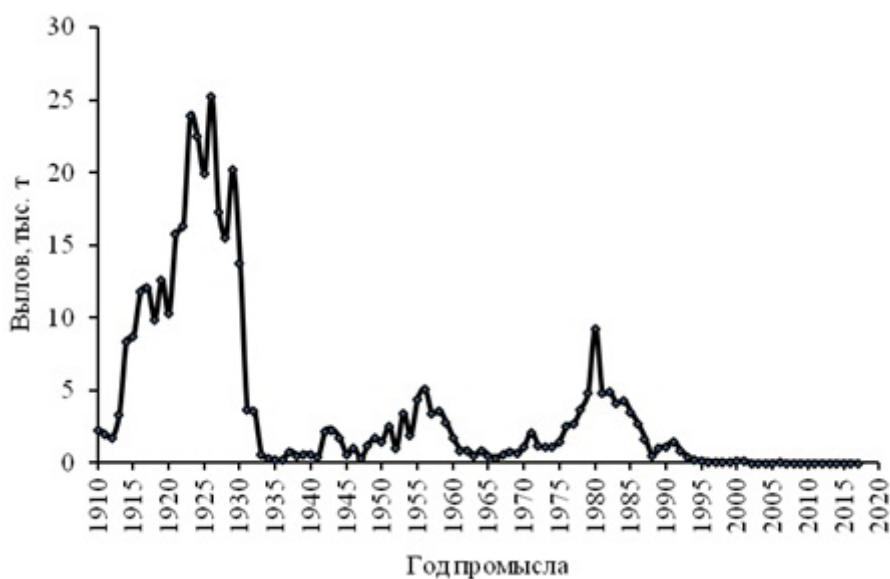


Рис. 1. Вылов сельди в зал. Петра Великого в 1910–2017 гг.

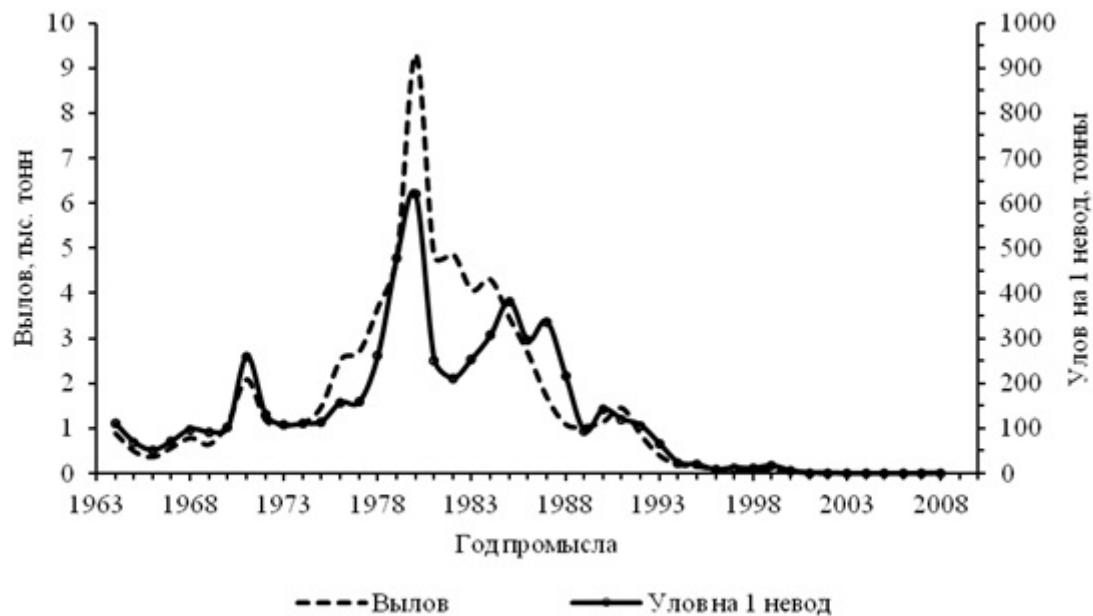


Рис. 2. Вылов сельди в зал. Петра Великого ставными неводами в период проведения контрольного лова в 1964–2008 гг.

В 1995–2008 гг. вылов контрольными орудиями лова не достигал рекомендованных объёмов. После 2008 г. ввиду низкого уровня запасов и незаинтересованности рыбаков контрольный лов не проводился.

В 2011–2016 гг. данные учётных съёмок показали тенденцию роста численности и биомассы сельди в подзоне Приморье, наиболее заметную в Татарском проливе и в зал. Петра Великого, в связи с чем в 2017–2021 гг. была установлена величина общедопустимого улова (ОДУ) не только для научно-исследовательских целей, но и для промышленного освоения. В 2017–2020 гг., по причине небольшого объёма ОДУ, квоты вылова не распределялись между пользователями, промысел сельди не проводился. Режим эксплуатации данной единицы запаса осуществлялся только в рамках НИР. В 2021 г. ОДУ составил 120 т, при работе промыслового судна БМРТ «Ахтиар» в осенний период было выловлено 108,7 т сельди.

По нашим наблюдениям и по сообщениям рыбаков в последние годы заметно повысилась интенсивность подходов сельди по всем прибрежным районам зал. Петра Великого. Промысел всего комплекса прибрежных видов рыб проводится в этих же районах прибрежья, как по открытой воде, так и в период ледостава, с использованием пассивных орудий лова: ставных неводов, каравок, вентерей. В период проведения контрольного лова в 1964–2008 гг. было установлено, что доля сельди в уловах с января по май варьирует в больших пределах, достигая в период массового нереста до 95,5%. В среднем за сезон, по многолетним данным, доля сельди в уловах составляет 27,7%.

В сложившихся условиях целесообразно установленную величину ОДУ сельди осваивать при работе прибрежных промысловых бригад в подзоне Приморье. Это позволит увеличить эффективность работы прибрежного промышленного рыболовства.

История изучения

Начало изучения сельди зал. Петра Великого относится к середине 1920-х гг., периоду её высокой численности и интенсивного промысла. Сбор и обработку материалов в период нереста сельди проводили сотрудники Тихоокеанской научно-промышленной станции в зал. Петра Великого. Результаты наблюдений за 1926–1928 гг. были обобщены в Биологическом очерке А.И. Амброза (1931) «Сельдь (*Clupea harengus pallasi* C.V.) залива Петра Великого». В данной монографии рассматривались вопросы популяционной принадлежности сельди зал. Петра Великого, величины её запасов, были представлены описания районов нереста, динамики и интенсивности нерестового хода, размерно-возрастного состава производителей, сроков нерестовых миграций и их связи с гидрометеорологическими факторами, а также определены основные параметры воспроизводства.

Сборы биологических материалов и наблюдения за нерестовыми подходами сельди традиционно продолжаются ежегодно с середины 1920-х гг. до настоящего времени. Наличие в вышеупомянутой работе А.И. Амброза (1931) подробных таблиц и схем, отражающих состояние сельди в 1926–1928 гг., и дальнейший мониторинг в нерестовый и преднерестовый периоды позволяют проводить сравнительный анализ биологических показателей на протяжении всего периода изучения этой популяции.

В связи с падением запасов сельди в зал. Петра Великого с 1936 г. были введены ограничения, а в последующие годы запрет на промысел, который, то снимали, то вновь устанавливали в зависимости от уровня численности (Гаврилов, Посадова, 1982; Посадова, 1988). В годы запрета на промысел сельди для сбора биостатистических материалов в

ТИНРО проводили контрольный лов в весенний и осенний периоды ставными орудиями силами промысловых бригад с участием научных наблюдателей.

В архиве ТИНРО имеются отчеты о НИР, в которых собраны биостатистические материалы по сельди зал. Петра Великого, полученные из уловов контрольных неводов в период 1964–2008 гг. Анализ биостатистических материалов, полученных по результатам контрольного лова, позволял определять основные параметры производителей сельди, оценивать промысловый запас текущего года.

По результатам контрольного лова за период 1964–2003 гг. запас рассчитывался методом виртуальной популяции (VPA) с нахождением коэффициентов естественной, промысловой и общей смертности методом Бивертона и Холта (Бородин, 1982). В 2004–2021 гг. оценку состояния запасов осуществляли по результатам сбора биостатистических материалов в нерестовые сезоны и учётных донных траловых съёмок на НИС «ТИНРО» в нагульные сезоны.

В период от середины 1970-х гг. до начала 1990-х гг. исследования биологии сельди этой популяции были наиболее полномасштабными, несмотря на значительные колебания её численности: годы от середины 1970-х до первой половины 1980-х гг. характеризуются ростом и относительно высоким уровнем запасов, заметно снизившихся к концу 1980-х и началу 1990-х гг.

В 1976–1991 гг. в зал. Петра Великого выполнялись учётные работы по всему нерестовому ареалу сельди с целью оценки условий естественного воспроизводства. Обследование нерестилищ проводилось в рейсах НИС «Ариэль» с участием легководолазов (Посадова, 1985а). Результаты водолазных съёмок позволяли определять площадь нере-

стилищ, количество отложенной икры, оценивать уровень численности поколений. Водолазные обследования нерестилищ сельди к середине 1980-х гг. выявили тенденцию сокращения площади естественных нерестилищ сельди в результате загрязнения и последующего исчезновения нерестовых субстратов (в основном зарослей зостеры) в прибрежной зоне зал. Петра Великого (Посадова, 1985а; 1988), что способствовало снижению урожайности новых поколений сельди.

С целью стабильного повышения уровня запасов сельди в 1979 г. были начаты работы по использованию в зал. Петра Великого искусственных нерестилищ, изготовленных из капроновой дели. К 1986 г. полученные материалы исследований легли в основу рекомендаций по определению районов, сроков и способов постановки искусственных делевых нерестилищ, разработанных для повышения результативности воспроизводства сельди в зал. Петра Великого (Чупышева, Жук, 1983; Чупышева, Богаткин, 1985; Чупышева и др., 1986).

В середине 1970-х гг. в ТИНРО на базе лаборатории генетики начались исследования популяционной структуры тихоокеанской сельди дальневосточных морей (в том числе сельди зал. Петра Великого) с использованием молекулярного подхода. Первоначально на основании анализа аллозимов, а на следующем этапе в результате изучения изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК и анализа микросателлитных локусов ДНК, были получены оценки внутривидовой генетической изменчивости тихоокеанской сельди. Исследования показали, что от 60,7 до 80% генетической изменчивости тихоокеанской сельди (в разных популяциях) содержится внутри популяции. Межпопуляционные различия оказались неве-

лики, что предполагает формирование метапопуляций у этого вида. Исключение составляют озёрные формы и некоторые сельди Аляски, отличающиеся на статистическом уровне (Богданов и др., 1979; Рыбникова, 1999; Горбачёв и др., 2011; Курносов и др., 2016; Горбачёв, Смирнов, 2018).

В конце 1980-х гг. было проведено изучение особенностей оогенеза и генеративного цикла сельди в зал. Петра Великого (Черноиванова, 1994, 2001). Также с этого времени осуществлялся сбор биостатистических материалов в экспедициях на научно-исследовательских судах ТИНРО. В 1990–2016 гг. учётные работы регулярно выполнялись в весенне-летний или летне-осенний периоды. Практика показала, что наиболее результативными для оценки состояния запасов были летне-осенние съёмы, т.к. в ходе работ кроме половозрелых рыб и молоди учитывались сеголетки.

Современные исследования биологического состояния сельди зал. Петра Великого включают проведение мониторинговых работ в преднерестовый и нерестовый периоды и оценку запасов по результатам донных траловых съёмок.

Основные черты биологии сельди зал. Петра Великого

Жизненный цикл сельди зал. Петра Великого проходит в заливе и прилегающих водах западной части Японского моря (рис. 3). По сравнению с другими дальневосточными популяциями морских сельдей уровень её запасов невысокий. Для неё известны кратковременные периоды высокой численности и более продолжительные – низкой численности, в отличие от флюктуации запасов северных популяций сельди, обитающих в Охотском и Беринговом морях, характеризующейся периодичностью, близ-

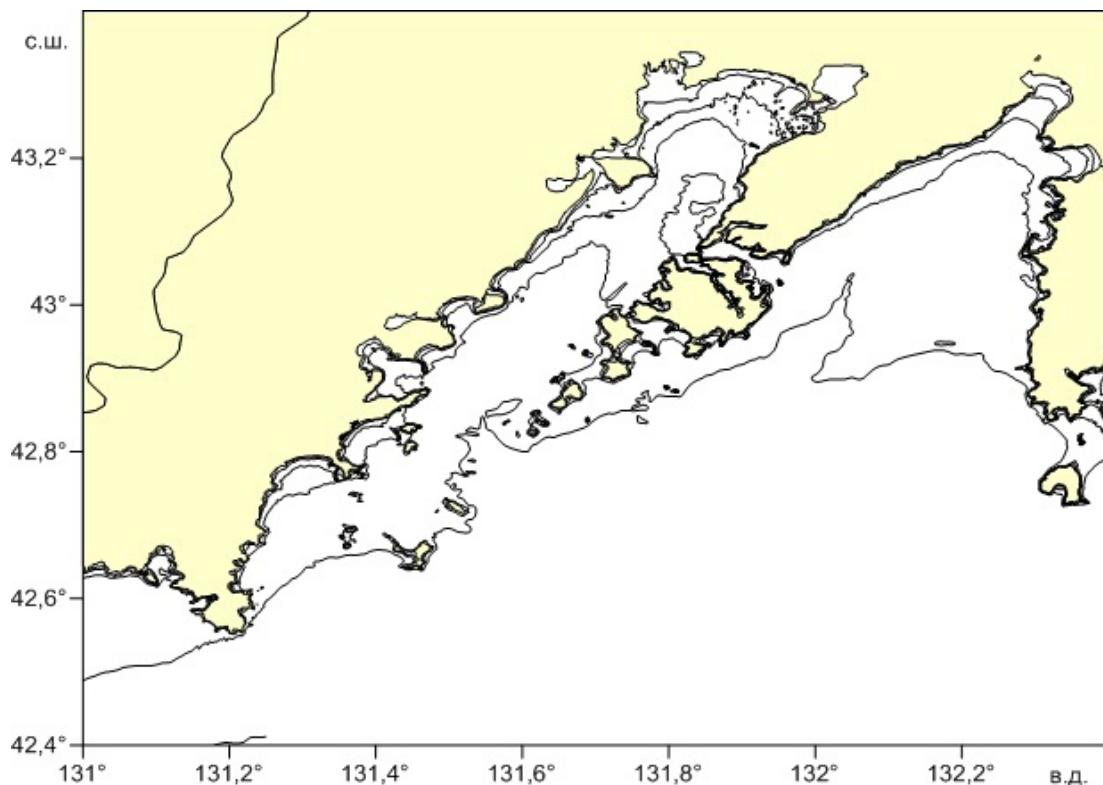


Рис. 3. Карта-схема зал. Петра Великого (северо-западная часть Японского моря).

кой к 5-ти или 10-летней (Тюрнин, 1975; Гаврилов, Посадова, 1982; Науменко, 2001; Смирнов, 2009).

В соответствии с данными по уловам (рис. 1) в период 1920–2020 гг. самый высокий уровень запасов сельди зал. Петра Великого наблюдался в 1920–1930 гг., заметное увеличение было отмечено в 1948–1959 гг. и более мощный подъём численности произошёл в 1973–1986 гг. Отмеченные вспышки численности сельди обеспечивались высокоурожайными поколениями – 1923, 1924, 1953 и 1974 гг. рождения. Низкая численность сельди в зал. Петра Великого существовала в 1932–1949, 1960–1973 гг. и с 1988 г. до 2010 г. В 2010–2020 гг. было зарегистрировано несколько относительно урожайных поколений сельди и, соответственно, небольшой подъём общей численности. Формирование высокого уровня запасов сельди в одностороннем порядке связано с появлением

череды урожайных поколений, на фоне которых возникают высокоурожайные генерации (Вдовин, Черноиванова, 2006).

По мнению Гаврилова и Посадовой (1982), урожайность поколений тихоокеанской сельди больше зависит не от уровня численности производителей, а от их качественных показателей. То есть, формирование численности сельди во многом определяется размерно-возрастной структурой нерестовой части популяции, особенностями воспроизводства и выживаемостью поколений.

Динамика размерно-возрастного состава. Анализ изменчивости линейного роста сельди зал. Петра Великого проводили по данным наблюдений в период нереста в 1926–1927, 1941, 1944 и 1947–2017 гг. (рис. 4).

В пределах одновозрастных классов выделяются 3 размерные категории рыб – средние, мелкие и крупные,

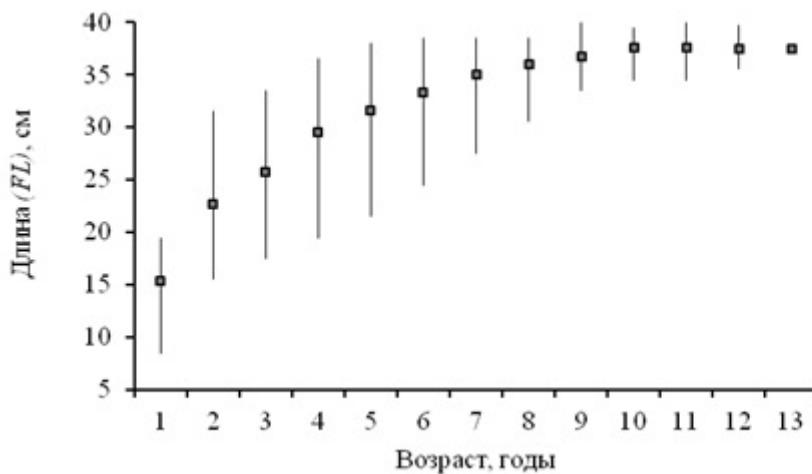


Рис. 4. Среднемноголетняя длина и диапазон её варьирования по возрастным классам сельди зал. Петра Великого (по данным 1941–2017 гг.).

имеющие при этом разную продолжительность жизни. Предельный возраст особей, представляющих ранг мелких, составляет 8 полных лет, крупных – 7, средних – 13 (Черноиванова, Ким, 2016). Соотношение размерных категорий в рассматриваемых поколениях 1918–1925 и 1934–2013 гг. варьирует от полного преобладания одной из них до её отсутствия.

Категория крупной сельди в массовом количестве (73,4%) была представлена только в поколении 1924 г. Крупные особи чаще составляли или значительную (30–50%), или заметную (10–30%) долю в поколениях, существовавших в периоды относительно высокой численности – в первой половине 1920-х, в 1948–1949, в 1950-х, в первой половине 1970-х и в серии поколений с 1982 по 1994 гг.

Мелкая сельдь доминировала или составляла значительную долю в поколениях 1934–1939, 1994–2000, 2005 и 2007–2011 гг. Заметная численность мелких рыб (10–30%) наблюдалась в отдельных поколениях 1950-х, 1960-х 1970-х, 1980-х и 2012–2013 гг. Появление генераций с мелкой сельдью в массовых или значительных количествах сопрово-

ждалось, как правило, снижением запасов. Например, 1930-е гг. и современный длительный период депрессии сельди в зал. Петра Великого характеризуются преобладанием мелкой категории рыб в поколениях и сокращением возрастного ряда.

Категория средних рыб, присутствовавшая практически во всех рассматриваемых поколениях, за исключением одного – 1934 года рождения, доминировала в подавляющем большинстве генераций.

В средней размерной категории отмечена существенная вариабельность темпа роста особей в рассматриваемом ряду поколений, сочетающаяся с изменениями максимального возраста. Наиболее высокие показатели линейного роста наблюдались в фазах увеличения численности и её высокого уровня. В фазах снижения запасов и в переходные периоды между их высоким уровнем присутствовали поколения как с положительными, так и с отрицательными значениями индекса отклонения линейных размеров. После снижения численности в начале 1930-х гг. и в период затяжной депрессии (в поколениях сельди с 1994 г. до настоящего времени) пока-

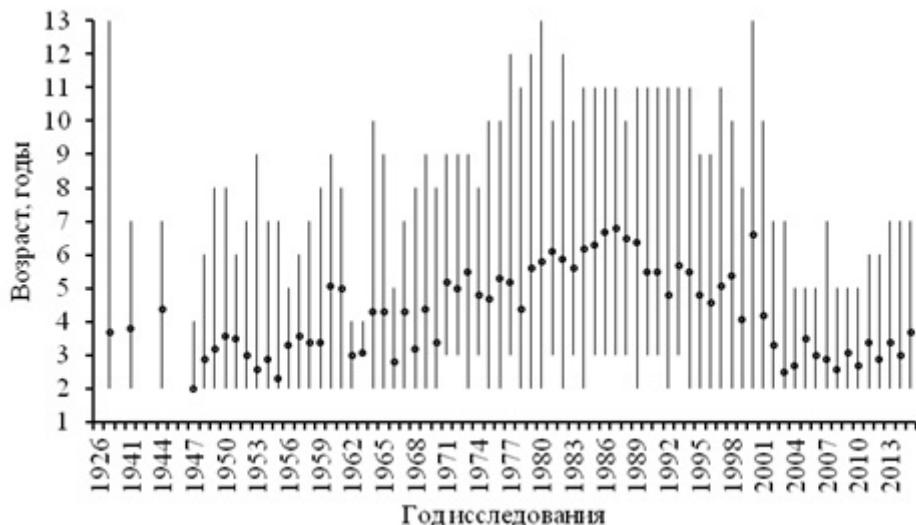


Рис. 5. Диапазоны варьирования и средние значения возраста сельди зал. Петра Великого.

затели темпа роста в средней категории рыб имели заметные отрицательные отклонения.

При высоком уровне запасов, в середине 1920-х и в конце 1970-х–начале 1980-х гг., в категории средних рыб не только доминировали особи с высоким темпом роста, но были отмечены высокая доля особей старшего возраста и максимальная продолжительность жизни поколений; в поколениях с медленным ростом в годы низкой численности жизненный цикл сокращался (рис. 5).

Рассматриваемые особенности линейного роста различных размерных категорий сельди зал. Петра Великого позволили выделить несколько одновозрастных группировок с разным типом роста (рис. 6). Наиболее различается темп роста группировок мелких и крупных рыб. Категория средних рыб представляет собой основу численности популяции сельди зал. Петра Великого. В отличие от мелких и крупных, она включает в себя поколения с периодически изменяющимся темпом роста особей, сочетающимся с изменениями длительности жизненного цикла. В этой категории в разные годы наблюдались (рис. 6): 1) долгоживущие поколения,

колебания линейных размеров (положительные и отрицательные) которых во всех возрастных классах не превышали среднемноголетнее значение ($p > 0,01$); 2) долгоживущие поколения, линейные размеры всех возрастных классов которых превышали среднемноголетнее значение ($p < 0,01$); 3) долгоживущие поколения, линейные размеры всех возрастных классов которых меньше среднемноголетнего значения ($p < 0,01$); 4) поколения с укороченным жизненным циклом, линейные размеры всех возрастных классов которых меньше среднемноголетнего значения ($p < 0,01$), поколения такого типа появлялись в 1994–2015 гг.

Вероятно, вариации темпа роста в категории средних рыб обусловлены наибольшей возможностью их перемешивания с крайними категориями, особенно в нерестовый и посленерестовый периоды. В годы заметной численности крупных рыб в средней категории формировались типы долгоживущих поколений с темпом роста, близким или несколько превышающим среднемноголетний уровень. Напротив, влияние особей мелкой категории в годы их преобладания способствовало развитию поколе-

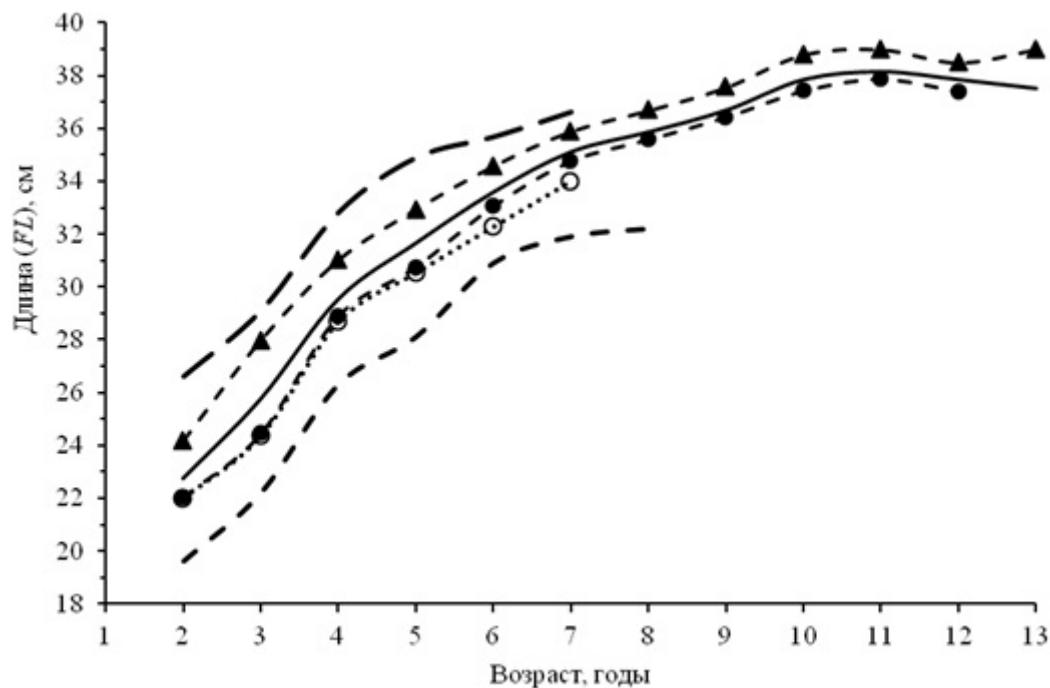


Рис. 6. Линейный рост поколений сельди зал. Петра Великого, относящихся к размерным категориям крупных (— —), средних (— —) и мелких (— -) рыб, а также поколений категории средних рыб с положительными (— ▲ —) и отрицательными (— ● —) (..○..) отклонениями от среднемного-летнего значения; (..○..) — поколения 1994–2015 гг. с укороченным жизненным циклом.

ний с укороченным жизненным циклом и невысоким темпом роста. Наибольшей численности популяция сельди в зал. Петра Великого достигала в периоды доминирования долгоживущих быстро-растущих поколений с заметной долей присутствия особей крупной категории.

Воспроизводство. Среди дальневосточных популяций сельди зал. Петра Великого отличается растянутым во времени периодом нереста. Его начало варьирует от второй декады февраля до третьей декады марта, в некоторые годы сдвигается к первой декаде апреля (рис. 7). Размножение продолжается до конца мая с известной закономерностью изменения возраста нерестящихся рыб от старших к младшим и от крупных к мелким по мере возрастания температуры воды от слабоотрицательной или близкой к нулю положительной до 5,8–10 °С. Температура выше 15 °С неблагоприятна даже для нагула.

В периоды близкого по соотношению возрастных групп возрастного состава отмечены межгодовые вариации начала нереста в пределах одной-двух недель в зависимости от даты достижения оптимальной температуры на нерестилищах, соответственно, в теплые годы – раньше, в холодные – позже (Амброз, 1931; Посадова, 1985а; авторские наблюдения).

Длительный нерестовый период сельди зал. Петра Великого и дифференцированная температурная избирательность нереста различных размерных категорий рыб создают предпосылки ежегодного эффективного нереста. Его результативность зависит не только от сроков и интенсивности подходов производителей, но также от их репродуктивных возможностей, формирующихся на основе количественных показателей индивидуальной плодовитости самок и популяционной плодовитости.

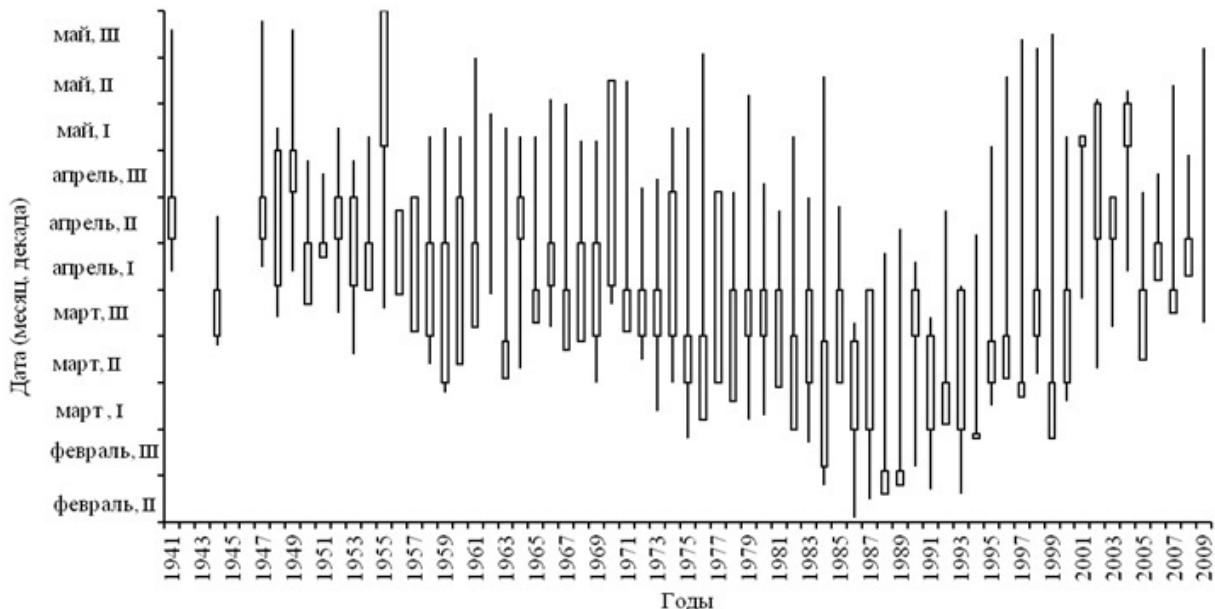


Рис. 7. Сроки нереста сельди в зал. Петра Великого. Прямоугольниками отмечен массовый нерест (доля нерестящихся самок равна или больше 50%).

Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) производителей (самок) у сельди зал. Петра Великого, как и в других известных дальневосточных популяциях сельдей, закономерно возрастает с увеличением размеров рыб (Науменко, 2001; Смирнов, 2009). Коэффициенты корреляции (r) изменения ИАП сельди с возрастом, длиной и массой тела особей, по нашим данным, равны 0,81, 0,89 и 0,93 соответственно (при уровне значимости $P \leq 0,01$).

Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) самок сельди в зал. Петра Великого с длиной тела от 18,5 до 39,5 см, массой тела от 60 до 780 г, в возрасте от 1+ до 11+ лет варьирует от 18 643 до 206 100 икринок, составляя в среднем 87 279 икринок на одну самку. Наименьшей плодовитостью обладают двухлетние самки, впервые участвующие в нересте: среднее значение ИАП двухлеток составляет 26 386 икринок. Наибольшая ИАП – 206 100 икринок, отмечена у самки в возрасте 11+ лет, длиной 36,5 см и массой 712 г, хотя в боль-

шинстве случаев темп роста индивидуальных репродуктивных показателей у сельди старше 9 лет и длиннее 37,0 см снижается, что связано (Анохина, 1969; Иванков, 1985; Трофимов, 1996) с физиологическим старением организма рыб. Соответственно, гонадо-соматический индекс (ГСИ) у повторно и ежегодно нерестящихся самок заметно выше, чем у впервые созревающих. ГСИ ежегодно нерестящихся особей к началу нереста (стадии зрелости IV–V и начальная, нетекущая V) достигает 0,32–0,54, у впервые участвующих в нересте – 0,12–0,17.

Известно, что величина плодовитости некоторых рыб зависит от размера зрелой икры (Мейен, 1940; Анохина, 1960; Спановская и др., 1963). У сельди зал. Петра Великого, по нашим данным, на текущей V стадии зрелости амплитуда изменения диаметра икры составляет от 1,17 до 2,0 мм, но основное количество варьирует в интервале 1,3–1,5 мм. Колебания средних значений диаметра икринок у разновозрастных групп сельди на V стадии зрелости гонад незначи-

тельны, однако с увеличением возраста рыб наблюдается общая тенденция к увеличению размеров икры ($r=0,523$). Заметное повышение ИАП сельди в размерных группах 26–28 см и 30–33 см сопровождается уменьшением диаметра зрелой икры, а увеличение ИАП у сельди массой более 500 г – более широким диапазоном индивидуальной изменчивости самок по размерам икринок.

Индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) сельди зал. Петра Великого колеблется от 125,8 до 487,1 (в среднем, 298 ± 3) икринок на 1 г массы тела. Средние значения этого показателя близки во всех возрастных группах: на 1 г массы тела без внутренностей у сельди продуцируется около 300 икринок. Количество икринок на 1 см длины тела сельди изменяется от 147 до 5723 и подвержено значительным индивидуальным колебаниям, хотя средние показатели заметно повышаются с увеличением возраста и, соответственно, длины самок, несколько снижаясь у рыб старшего возраста и максимальных размеров.

По данным Н.И. Науменко (2001), абсолютные количественные показатели плодовитости сельди существенно варьируют в каждой известной популяции. Разница в уровне плодовитости у представителей сельдевых из районов, расположенных недалеко друг от друга, определяется величиной приростов самок на первом году жизни, а темп увеличения плодовитости весенне-нерестующих рыб зависит от приростов длины и массы тела в год, предшествующий нересту. Естественно, что уровень плодовитости больше у особей с повышенным темпом роста (Иванков, 1985). В среднем, для сельди зал. Петра Великого характерны относительно высокие значения индивидуальной абсолютной и относительной плодовитости, но с мень-

шими размерами икринок, чем у других дальневосточных сельдей.

Динамика репродуктивного потенциала в некоторых дальневосточных популяциях сельдей во многом определяется плотностью популяции: плодовитость самок снижается в периоды увеличения численности и возрастает при её уменьшении (Науменко, 2001; Смирнов, 2009 и др.). В зал. Петра Великого заметное влияние фактора плотности на величину ИАП самок сельди наблюдалось только при значительно отличающихся уровнях запаса: в период чрезвычайно высокой численности сельди в 1925–1927 гг. её среднестатистическая ИАП составляла 72 178 икринок (Амброз, 1931), а в 1975–2004 гг., когда плотность популяции была значительно ниже – 87 279 икринок. Сравнение средних значений ИАП самок высокоурожайного поколения 1974 г. и одновозрастных рыб смежных, менее урожайных, генераций показало незначительные различия.

Репродуктивные возможности популяции в целом характеризуются функциональной структурой популяционной плодовитости (ПП).

Количественно ПП рыб определяется численностью нерестовой части популяции и индивидуальной абсолютной плодовитостью самок (Анохина, 1969). По нашим данным величина ПП сельди зал. Петра Великого изменялась в соответствии с динамикой численности нерестового запаса, положительная связь характеризовалась коэффициентом корреляции, равным 0,98. В некоторые промежутки времени, например, в фазах максимального запаса – 1923–1926 гг. ($r=-0,78$), 1955–1958 гг. ($r=0,33$), 1978–1981 гг. ($r=0,46$) и в период низкой численности 2002–2005 гг. ($r=0,37$), зависимость была заметно ослаблена при быстром изменении среднего возраста по причине, как старения, так и омоло-

жения нерестовой части популяции. Отрицательная корреляция в 1923–1926 гг. в период наивысших значений численности и ПП обусловлена последовательным увеличением доли высокоплодовых старшевозрастных самок сельди и одновременно небольшим снижением общей численности.

Среднее количество икринок, отложенных одной самкой в нерестовом сезоне, в популяции сельди зал. Петра Великого в период с 1920–2007 гг. варьировало от 34 до 106,3 тыс. икринок. В периоды формирования высокого уровня запасов данный показатель ПП имеет наименьшие значения в фазе роста численности по причине вступления в нерестовую часть рекрутов урожайных поколений с низкой начальной ИАП. В фазе максимального запаса он растёт с повышением среднего возраста производителей. В фазе резкого снижения численности и общей величины ПП на фоне преобладания старшевозрастных особей достигает наибольших значений, примерно в 1,5 раза выше, чем в начальных фазах роста численности.

Известно, что возрастные классы сельди, составляющие нерестовую часть популяции в разные годы, отличаются не только уровнем численности, но и темпом полового созревания, продолжительностью генеративного периода в онтогенезе (Гаврилов, Посадова, 1982; Науменко, 2001; Вдовин, Черноиванова, 2006). Показателем репродуктивного потенциала популяции, учитывающим темп полового созревания и продолжительность генеративного периода поколений, составляющих нерестовую часть популяции, является коэффициент воспроизводства F_x (Риклефс, 1979), или удельная продукция икры на среднестатистическую самку поколения x (Науменко, 2001).

В популяции сельди зал. Петра Великого в поколениях 1919–2001 гг. рождения коэффициент воспроизводства F_x варьировал от 14,2 тыс. до 245,8 тыс. икринок (среднее значение – 88,8 тыс. икринок). Годовые классы с наибольшей величиной удельной продукции икры характеризовались максимальными показателями продолжительности генеративного периода и возраста впервые созревающих особей. В 1974–1984 гг. такие поколения-производители сельди сформировали высокий уровень запаса, среднее значение F_x в эти годы составило 165,5 тыс. икринок. Наименьшие значения коэффициента воспроизводства в поколениях 1990–2001 гг. сочетались с коротким генеративным периодом и ранним возрастом половозрелости особей (таблица).

В целом, величина удельной продукции икры среднестатистической самки поколения x показывает отрицательную корреляцию с потенциальной удельной скоростью увеличения популяции – λ ($r=-0,70$), которая растёт за счёт ускорения темпа созревания рыб данного поколения. На протяжении всего периода исследований, как правило, поколения сельди размерных категорий мелкой и средней с укороченным жизненным циклом, линейные размеры всех возрастных классов которых меньше среднемноголетнего значения, характеризовались и ранним возрастом наступления половозрелости, и коротким генеративным периодом.

У сельди зал. Петра Великого низкая удельная скорость роста численности была отмечена в период 1965–1989 гг., высокими значениями потенциально-го роста характеризовались когорты 1990–2001 гг. и 1926–1964 гг. Экстремально высокое значение скорости воспроизводства превышало наименьшее в 9,4 раза.

Таблица. Показатели репродуктивного потенциала поколений-производителей сельди зал. Петра Великого

| Год рожд. поколений | F_x , тыс. икр. | $T_{ср.}$, годы | $T_{макс.}$, годы | $T_{пльзр.}$, годы | T , годы | λ , экз./год |
|---------------------|------------------------|------------------|--------------------|---------------------|-------------------|----------------------|
| 1919–1925 | 91,7 (81,4–101,1) | 4,0 (3,7–4,3) | 9,3 (8–11) | 2,3 | 7,0 (5,7–8,7) | 17,5 (14,3–21,4) |
| 1926–1964 | 56,6 (24,7–96,8) | 3,5 (2,9–4,4) | 8,3 (6–10) | 2,2 (2,0–2,3) | 6,1 (4,0–9,0) | 24,7 (11,6–38,7) |
| 1965–1989 | 160,8 (111,5–245,8) | 5,0 (4,5–5,6) | 11,3 (9–13) | 2,6 (2,0–3,4) | 8,7 (6,3–10,2) | 11,1 (8,5–13,3) |
| 1990–2001 | 41,5 (14,2–76,9) | 3,3 (2,2–3,9) | 7,3 (5–10) | 2,2 (2,0–2,8) | 5,1 (2,2–8) | 28,1 (14,0–79,6) |

Примечание. Средние значения и пределы вариаций (в скобках): F_x – коэффициент воспроизводства, $T_{ср.}$ – средний возраст генерации, $T_{макс.}$ – максимальный возраст производителей, $T_{пльзр.}$ – средний возраст половозрелости, T – длительность генеративного периода, λ – потенциальная удельная скорость увеличения популяции.

При наличии в этой популяции поколений с длительным генеративным периодом и низкой потенциальной скоростью роста основным направлением, обеспечивающим репродуктивный потенциал, является продуцирование большого количества гамет одной среднестатистической самкой, с высокой индивидуальной абсолютной плодовитостью, например, в поколениях 1919 и 1983 гг. рождения. В ситуации, когда ПП в основном формируют двух- и трех-летние особи с низкими значениями коэффициента воспроизводства, как в поколениях 1999, 2001, 1953 гг. рождения, репродуктивный потенциал наращивается за счет ускорения созревания и уменьшения длительности репродуктивного цикла, что увеличивает потенциальную скорость воспроизведения.

В практике прогнозирования возможного промыслового изъятия необходимо определение минимальной величины нерестового запаса, или «стартовый уровень», обеспечивающий появление многочисленных поколений. У тихоокеанских сельдей дальневосточных морей связь численности родительского стада и потомства носит вероятностный

характер, при этом выделяются оптимальная численность производителей, биомасса или уровень ПП, достаточные для воспроизведения урожайных поколений в благоприятных условиях. Превышение оптимума, также как и недостаток, как правило, приводят к снижению численности потомства (Науменко, 2001; Богданов, 2006).

В зал. Петра Великого в 1920-х гг. в условиях максимальных запасов и величины ПП, известных за весь период исследований, высокоурожайные и урожайные поколения сельди появлялись в диапазоне ПП от $9,1 \times 10^{12}$ до $15,3 \times 10^{12}$ икринок, при этом численность нерестовой части популяции варьировала от 231,9 до 453,7 млн экз., биомасса – от 75,4 до 125,3 тыс. т, в этом же диапазоне значений ПП, численности и биомассы возникли низкоурожайные поколения. Исключение составило неурожайное поколение 1930 г., появившееся при снижении величины ПП до $6,73 \times 10^{12}$ икринок, численности до 146,2 млн экз. и биомассы до 50,7 тыс. т (рис. 8).

В период 1931–2007 гг. масштаб даже самых мощных вспышек численности нерестового стада и ПП, при которых

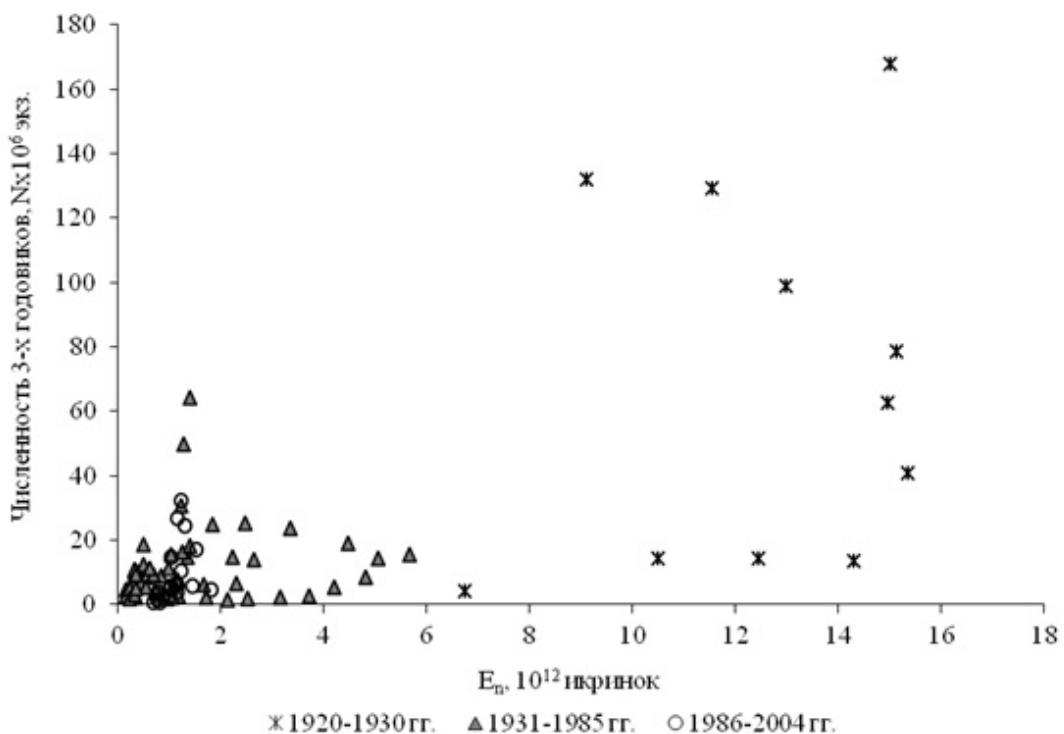


Рис. 8. Соотношение численности потомков в возрасте трёх лет и величины популяционной плодовитости (E_n) сельди зал. Петра Великого.

были зарегистрированы высокоурожайные и урожайные поколения, оказался ниже на порядок. На протяжении 1931–2007 гг. высокоурожайные и урожайные генерации появлялись в диапазоне значений ПП от $1,1 \times 10^{12}$ до $2,5 \times 10^{12}$ икринок (рис. 8). Численность нерестовой популяции, способной генерировать необходимое количество икринок, варьировала значительно. Например, в годы рождения высокоурожайных для данного периода генераций 1953 и 1974 гг. ПП составляла $1,4 \times 10^{12}$ и $1,3 \times 10^{12}$ икринок соответственно, но численность и биомасса родительского стада отличались примерно в два раза. Отметим, что и в 1920-е гг., и в период 1931–2007 гг. при близких значениях ПП величины численности и биомассы родительского стада в год нереста были тем меньше, чем выше показатель среднего количества икры на 1 самку в данном нерестовом сезоне и средний возраст производителей.

В соотношении «запас–пополнение» может быть несколько устойчивых уровней воспроизводства. Например, для корфо-карагинской сельди на основании математической модели показано, что в зависимости от динамики внешних факторов и степени выживания молоди до пятилетнего возраста выделяются несколько устойчивых уровней воспроизводства (от 1 до 4 или от 1 до 8) и в пределах этого стада выявляется некая структурная подразделённость (Паренский, 1999).

В популяции сельди зал. Петра Великого зафиксировано два оптимальных диапазона ПП, при которых возможно появление многочисленных поколений – для высокого и низкого запаса. Соответствующий «стартовый уровень» биомассы в 1920-х гг. изменился от 75,4 тыс. т до 125,3 тыс. т, в период 1931–2007 гг. – от 6,6 тыс. т до 20,9 тыс. т.

Естественно, что вероятность формирования урожайных поколений по-

вышается при оптимальном соотношении внутрипопуляционных и климатических факторов, способствующих высокой выживаемости сельди до возраста массового полового созревания. Многолетними исследованиями установлено, что выживание тихоокеанской сельди на самых ранних этапах онтогенеза во многом зависит от условий на нерестилищах (Науменко, 2001).

Выше упоминалось, что межгодовая динамика начала и длительности нерестового сезона сельди в зал. Петра Великого связана, и с межгодовыми вариациями региональной температуры, и с размерно-возрастным составом нерестовой части популяции (рис. 7).

Относительно ранние сроки подхода производителей наблюдались в годы, когда в популяции показатели среднего возраста были высокие – в фазах резкого уменьшения численности в 1958–1960 гг. и в 1983–1985 гг., а также в длительный период низкой численности и старения популяции в 1986–1994 гг. К более позднему началу нереста приводило омоложение популяции, как в фазах роста численности в 1951–1954 гг. и 1975–1978 гг., и в современный период 1995–2009 гг. Режимный сдвиг в 1980-х к потеплению в Японском море, наиболее выраженный в зимний период (Зуенко, 2008), а также преобладание в популяции производителей старших возрастов обусловили наиболее раннее начало нереста (во второй – третьей декадах февраля) в 1983–1994 гг.

В преднерестовых скоплениях во всех популяциях тихоокеанской сельди половые продукты производителей находятся на IV стадии зрелости. Температура воды 2–3 °С наиболее благоприятна для развития гонад до V стадии, проходящего в короткие сроки, в течение 6–7 дней. После этого сельдь в мас- се подходит на нерест непосредственно

в прибрежную зону, где, в свою очередь, половые продукты дозревают до текущего состояния (Фридлянд, 1951; Посадова, 1985а). В мористой части шельфовых вод Приморья в верхнем слое моря в конце зимы температура изменяется от минус 1,6–0,0 °С до плюс 0,9–2,5 °С; в прибрежной зоне зал. Петра Великого (по данным ГМС Гамов и Токаревский) повышение температуры начинается в третьей декаде февраля, а во второй декаде марта (ГМС Гамов) и третьей декаде марта (ГМС Токаревский) переходит через 0 °С в сторону положительных значений. Интенсивный прогрев начинается во второй половине апреля (Мороз, Винокурова, 2000).

Зимующие в относительно теплом промежуточном слое открытых вод зал. Петра Великого сельди (в основном рыбы крупной категории и старшевозрастных групп) созревают в конце зимы при более раннем прогреве моря, чем в прибрежных районах, поэтому производители вынуждены подходить на нерестилища, еще покрытые льдом в феврале и марте. По неопубликованным данным В.П. Посадовой (1985б, 1995) часть популяции зимует в мелководной части залива, или на местах нагула вблизи нерестилищ, в эстуариях рек и созревает после выноса льда и потепления в прибрежной зоне. В основном это младшевозрастные группы, икрометание которых проходит по открытой воде в апреле и мае. Поскольку сроки нереста сельди дифференцированы по размерно-возрастному принципу, в зал. Петра Великого нерест рыб крупной категории и старшевозрастных групп проходит в зимний гидрологический сезон – в феврале-марте, в весенний сезон преобладает массовый ход трехлеток (первая и вторая декады апреля) и впервые созревающих двухлеток, в основном нерестующих позже – в третьей декаде апреля и в мае.

По вкладу в суммарную величину популяционной плодовитости была исследована эффективность воспроизводства в зимний, весенний и поздневесенний сезоны. Сопоставление количества икры, отложенной самками сельди по сезонам, и величины удельного пополнения показало, что в большинстве случаев наиболее благоприятные условия для выживания сельди складываются при массовом нересте в апреле, преимущественно во второй декаде. При невысокой плотности обыкнения субстрата результативный нерест возможен во второй декаде марта. В мае успешный нерест вероятен для впервые нерестующих двухгодовиков. Ранний нерест в феврале и в начале марта, как правило, неэффективен.

Инкубация икры сельди в зал. Петра Великого длится от 70 до 15 дней в зависимости от температуры воды, изменяющейся в период нереста от слабо-отрицательной до 9,0–10,0 °С. Наиболее ранний выклев личинок сельди наблюдается в конце первой декады апреля, массовый выклев обычно бывает в первой декаде мая, процесс выклева продолжается до конца мая (Амброз, 1931; Посадова, 1985а; Чупышева, Богаткин, 1985; Нуждин, 1994). В прибрежных водах Японского моря в апреле и мае получают развитие весенний и поздневесенний гидробиологические сезоны, межгодовая изменчивость их сроков зависит от температурного режима вод (Надточий, Зуенко, 2001). В случае нереста в конце марта – апреле и появления личинок сельди в конце апреля – начале мая переход их к активному питанию может совпадать с наиболее продуктивным весенним гидробиологическим сезоном. После майского нереста в теплых температурных условиях выклев возможен в конце мая – начале июня, при этом питание личинок будет зависеть от оби-

лия и весеннего, и поздневесеннего зоопланктона. Длительный период нереста и выклева личинок сельди в зал. Петра Великого повышает возможности расширения разнокачественности в темпе роста особей одного поколения и развития форм с разной продолжительностью жизни и разными моделями роста.

Современное состояние запаса сельди зал. Петра Великого

В Японском море в период высокой численности сельди каждая из обитающих здесь популяций сельди занимала все пригодные для нереста районы, их нерестовые ареалы перекрывались. В 1920-х и 1950-х гг. вместе с сокращением численности началось постепенное смещение центров воспроизводства сахалино-хоккайдской сельди и корейского стада в северном направлении на фоне общего потепления вод в Японском море в эпохи зональной циркуляции атмосферы (Пробатов, 1954; Гаврилов, Посадова, 1982).

В зал. Петра Великого до настоящего времени сохранились традиционные нерестилища сельди. В то же время в этом районе в разные фазы климатического 60-летнего цикла (Шунтов, Темных, 2006; Кляшторин и др., 2011) репродуктивная стратегия в популяции различалась. На растущей ветви цикла в периоды высокой численности в первой половине 1920-х гг. и в середине 1970-х гг. нерестовое стадо сельди формировалось долгоживущими поколениями с длительным генеративным периодом (максимальный возраст достигал 13 лет); при подъёме запасов в первой половине 1950-х гг., на нисходящей ветви цикла, преобладали рано созревающие короткоцикловые генерации с более высокой потенциальной скоростью воспроизводства. В настоящее время в границах 60-летнего цикла на его нисходящей вет-

ви в популяции сельди зал. Петра Великого в возрастном составе преобладают рыбы в возрасте два и три года, максимальный возраст составляет семь лет, причем особи шести-семи лет в разные годы либо отсутствуют, либо встречаются в незначительных количествах.

После подъёма численности середины 1970-х–1980-х гг. к 1992–1993 гг. запасы уменьшились до 4,0 тыс. т и с небольшими межгодовыми колебаниями этот уровень сохранялся до 2009 г. (рис. 9). По результатам донной съёмки

в зал. Петра Великого в сентябре–октябре 2010 г. биомасса сельди была оценена в объёме 24,05 тыс. т, из них 18,4 тыс. т или 76,7% определяли сеголетки (поколение 2010 г.), величина половозрелой части составила 5,6 тыс. т. В 2011–2016 гг. данные учётных съёмок показали тенденцию роста численности и биомассы сельди в зал. Петра Великого. Наибольшая величина запаса (для современного периода) была отмечена в 2014 г. – 24,9 тыс. т, также за счёт многочисленных сеголеток (рис. 10). К началу

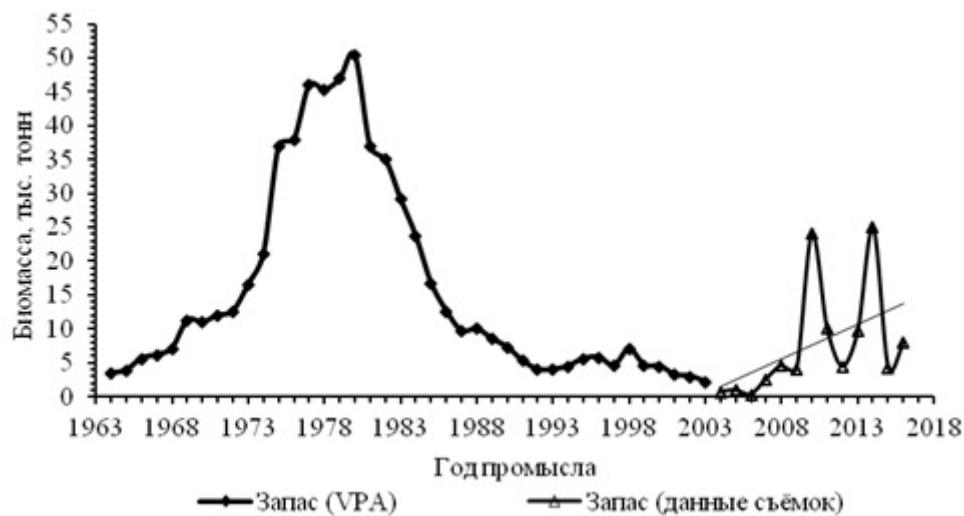


Рис. 9. Биомасса сельди в зал. Петра Великого в 1964–2008 гг. (по данным контрольного лова) и учтённый запас по результатам донных съёмок в 2004–2016 гг.

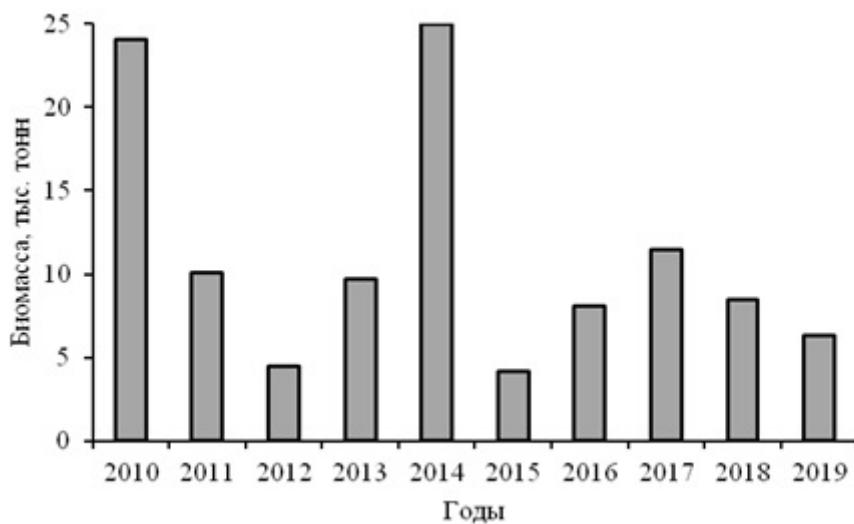


Рис. 10. Биомасса сельди зал. Петра Великого по данным учётных съёмок.

2020-х гг. биомасса сельди в зал. Петра Великого находится на уровне, близком к средней величине за период 2015–2019 гг. и составляет 7,6 тыс. т.

По материалам исследований с 1910 г. до настоящего времени было установлено, что общий уровень численности поколений сельди в зал. Петра Великого повышался по мере приближения к 11-летнему минимуму солнечной активности, в переходные периоды между потеплением в Японском море и похолоданиями у восточного побережья Японии (Гаврилов, Посадова, 1982). На снижении, минимуме и начале роста современного 11-летнего цикла солнечной активности в зал. Петра Великого появились урожайные поколения 2014, 2015, 2017, 2018 гг. По данным Бельгийской Обсерватории (<http://sidc.be>) следующий минимум солнечной активности ожидается в 2029–2030 гг. Кроме того, к 2027–2031 гг. прогнозируется комбинированный тип атмосферной циркуляции (Сидоренков, Орлов, 2008), что повышает вероятность формирования урожайных поколений сельди в зал. Петра Великого в этот период.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сельдь зал. Петра Великого, обитающая на южной окраине ареала вида и значительно уступающая другим дальневосточным популяциям морских сельдей по уровню запасов, периодически способна формировать относительно высокую численность.

В популяции сельди зал. Петра Великого повторяемость урожайных поколений существенно возрастает в тёплые годы, если преобладают короткоциклические генерации, и в периоды похолоданий, если доминируют долгоживущие. Причём уровень численности в разные климатические фазы различается. Долгоживущие быстрорастущие поколения

в ответ на благоприятные условия способны по ряду биологических показателей (таких как более высокая плодовитость, длительность генеративного периода особей в течение жизни, более широкий нагульный и нерестовый ареалы, чем у короткоциклических поколений) наращивать высокую численность.

Многолетняя динамика соотношения размерных категорий в рассматриваемых поколениях следует тенденции преобладания группировок с замедленным ростом в поколениях в годы низкой численности и доминирования сельди с высоким темпом роста в генерациях в периоды формирования значительных запасов. Выделенные в одновозрастных классах сельди зал. Петра Великого категории рыб, различающиеся по темпу роста, длительности жизненного цикла, минимальной длине и возрасту полового созревания, демонстрируют адаптивные возможности вида, даже в пределах популяции, к относительно быстрому во времени формированию группировок рыб: одни из них способны существовать в локальных условиях прибрежных районов, а другие совершают протяжённые миграции в периоды нагула и зимовки.

Долгопериодные и межгодовые вариации ростовых параметров, замедляющиеся в годы низкой численности и ускоряющиеся в периоды роста запасов, которые наблюдаются в популяции зал. Петра Великого, известны также у восточноберинговоморской сельди, но в большинстве дальневосточных популяций в периоды высокой численности и в годы глубокой депрессии скорость линейного роста ниже, чем в периоды средней и низкой численности.

После подъёма численности середины 1970-х–1980-х гг. низкий уровень численности с небольшими межгодовыми колебаниями сохранялся до 2009 г.

В 2010–2016 гг. данные учётных съёмок показали тенденцию роста численности и биомассы сельди в зал. Петра Великого. В 2010-х гг. кроме урожайного поколения 2010 г., появились генерации повышенной численности 2014, 2015, 2017, 2018 гг.

В современный период низкой численности в популяции преобладают поколения с укороченным жизненным циклом, низким темпом роста, минимальной длиной впервые созревающих особей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аксютина З.М. Элементы математической оценки результатов наблюдений в биологических и рыбохозяйственных исследованиях. М: Пищевая пром-сть, 1968. 289 с.

Амброз А.И. Сельдь (*Clupea harengus pallasi* C. V.) залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. 1931. Т. 6. 313 с.

Анохина Л.Е. О связи плодовитости, изменчивости размеров икринок и жирности беломорской сельди // Докл. АН СССР. 1960. Т. 133, № 4. С. 960–963.

Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб. М.: Наука, 1969. 291 с.

Богданов Г.А. О принципах оценки ОДУ тихоокеанских сельдей // Методические аспекты исследований рыб морей Дальнего Востока // Труды ВНИРО. 2006. Т. 146. С. 58–66.

Богданов Л.В., Флусова Г.Д., Билим Л.А., Шелобод Л.М. Популяционно-генетические исследования тихоокеанской сельди (*Clupea harengus pallasi*) // Биохимическая и популяционная генетика рыб. Сб. науч. трудов Ленинград, 1979. С. 74–82.

Бородин Р.Г. Применение метода виртуальных популяций для оценки некоторых параметров промыслового стада рыб // Обзорная информация. Промышленное рыболовство. М.: ЦНИИТЭИРХ, 1982. С. 25–46.

Вдовин А.Н., Черноиванова Л.А. Многолетняя динамика некоторых параметров по-

пуляции тихоокеанской сельди *Clupea pallasi* (Clupeidae) залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46. № 1. С. 54–61.

Гаврилов Г.М. Состав, динамика численности и промысел рыб в экономической зоне России и прилегающих водах Японского моря // Изв. ТИНРО-Центра. 1998. Т. 124. С. 271–319.

Гаврилов Г.М., Посадова В.П. Динамика численности тихоокеанской сельди *Clupea pallasi pallasi* Valenciennes (Clupeidae) залива Петра Великого // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22. Вып. 5. С. 760–772.

Горбачев В.В., Смирнов А.А. Влияние некоторых экологических факторов на поток генов и популяционную структуру тихоокеанской сельди (*Clupea pallasi*) // Рыбн. хозяйство. 2018. № 1. С. 23–27.

Горбачев В.В., Соловенчук Л.Л., Черноиванова Л.А. Внутривидовая структура тихоокеанской сельди *Clupea pallasi* Valenciennes, 1847 (Clupeidae: Clupeiformes) Японского и южной части Охотского морей по данным об изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК // Биол. моря. 2011. Т. 37. № 6. С. 472–476.

Зуенко Ю.И. Промысловая океанология Японского моря: монография. Владивосток: ТИНРО-Центр, 2008. 227 с.

Иванков В.Н. Плодовитость рыб. Владивосток: ДВГУ, 1985. 87 с.

Ивишина Э.Р. Основные черты биологии и современное состояние запасов сельди (*Clupea pallasi* Valenciennes, 1847) юго-западного Сахалина: Автореф. дис. канд. биол. наук. Южно-Сахалинск: СахНИРО, 2008. 19 с.

Измятинский Д.В. Характеристика сообщества рыб элиторали залива Петра Великого (Японское море) в период гидрологического лета // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45. № 3. С. 315–323.

Кагановский А.Г. К вопросу о состоянии сельдевых стад Приморья // Изв. ТИНРО. 1938. Т. 14. С. 19–35.

Кляшторин Л.Б., Борисов В.М., Любушиин А.А. Влияние изменений климата на ди-

намику численности сельди и трески Арктического региона. Возможности прогнозирования // Вопр. рыболовства. 2011. Т. 12. № 1 (45). С. 101–113.

Курносов Д.С., Орлова С.Ю., Смирнова М.А. Генетическая изменчивость тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii* Val.) Охотского моря и озера Айнского по микросателлитным локусам // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 187. С. 116–121.

Мейен В.А. О причинах колебания размеров икринок костиных рыб // Докл. АН СССР. 1940. Т. 28. № 7. С. 654–656.

Мороз И.Ф., Винокурова Т.Т. Некоторые черты пространственно-временной изменчивости температуры шельфовых вод Приморья // Изв. ТИНРО–Центра. 2000. Т. 127. С. 89–99.

Надточий В.В., Зуенко Ю.И. Сезонные изменения планктона в северо-западной части Японского моря // Гидробиологический журнал. 2001. Вып. 37. № 6. С. 10–18.

Науменко Н.И. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск–Камчатский: Камчат. печат. двор, 2001. 330 с.

Науменко Н.И. О росте тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Сб. научных трудов. Петропавловск–Камчатский: КамчатНИРО, 2002. Вып. 6. С. 67–74.

Нуждин В.А. Видовой состав и распределение зимне–весеннеого ихтиопланктона в северной части Японского моря // Изв. ТИНРО. «Ихтиопланктон северной части Тихого океана». 1994. Т. 115. С. 92–107.

Паренский В.А. Формирование пополнения в популяции корфо-карагинской сельди // Биология моря. 1999. Т. 25. № 2. С. 152–153.

Посадова В.П. Межгодовая изменчивость нерестовых подходов сельди залива Петра Великого // Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО, 1985а. С. 22–29.

Посадова В.П. Биология и состояние запасов сельди залива Петра Великого. Отчёт о НИР. Архив ТИНРО. Арх. № 19572. 19856. 75 с.

Посадова В.П. Состояние запасов сельди залива Петра Великого // Изменчивость состава ихтиофауны, урожайности поколений и методы прогнозирования запасов рыб в северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО, 1988. С. 64–69.

Посадова В.П. Состояние запасов и структура популяции сельди залива Петра Великого. Отчет о НИР. Архив ТИНРО. Арх. № 22028. 1995. 26 с.

Пробатов А.Н. Распределение и численность нерестовой сельди у восточных берегов Японского моря // Изв. ТИНРО. 1954. Т. 39. С. 21–58.

Пушникова Г.М., Ившина Э.Р. Некоторые данные о районах и условиях нереста сельди (*Clupea pallasii*) декастринской популяции // Вопр. рыболовства. 2006. Т. 7. № 3 (27). С. 481–490.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.

Рыбникова И.Г. Популяционная структура тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* (Valenciennes) Японского и Охотского морей. Автореф. дис. канд. биол. наук. Владивосток: ИБМ ДВО РАН, 1999. 23 с.

Сидоренков Н.С., Орлов И.А. Атмосферные циркуляционные эпохи и изменения климата // Метеорология и гидрология. 2008. № 9. С. 22–29.

Смирнов А.А. Гижигинско-камчатская сельдь: монография. Магадан: МагаданНИРО, 2009. 149 с.

Состояние промысловых ресурсов. Прогноз общего вылова гидробионтов по дальневосточному рыболовству на 2017 г. (краткая версия). Владивосток: ТИНРО, 2019. 448 с.

Спановская В.Д., Григораш В.А., Лягина Т.Н. Динамика плодовитости рыб на примере плотвы (*Rutilus rutilus* L.) // Вопр. ихтиологии. 1963. Т. 3. Вып. 1. С. 67–83.

Трофимов И.К. Особенности репродуктивной биологии тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* озера Нерпичье (Камчатка) // Там же. 1996. Т. 36. № 4. С. 496–501.

Тюрин Б.В. Структура нерестовой популяции сельди северо-западной части Охотского моря, её динамика и биологические основы прогнозирования улова // Автореф. дис. канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 1975. 23 с.

Фридлянд И.Г. Размножение сельди у юго-западного берега Сахалина // Изв. ТИНРО. 1951. Т. 35. С. 105–145.

Черноиванова Л.А. Оогенез сельди. Деп. во ВНИЭРХ, 1994. 40 с.

Черноиванова Л.А. Особенности оогенеза тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii* Val) // Тез. докл. Междунар. науч. конф. «Биологические основы устойчивого развития прибрежных морских экосистем». Мурманск, 2001. С. 264.

Черноиванова Л.А. Плодовитость сельди *Clupea pallasii* залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. рыболовства. 2005. Т. 6. № 4 (24). С. 675–686.

Черноиванова Л.А. Популяционная плодовитость сельди *Clupea pallasii* залива Петра Великого (Японское море) // Там же. 2011. Т. 12. № 1 (45). С. 37–47.

Черноиванова Л.А. Эффективность воспроизводства тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Val залива Петра Великого (Японское море) в зависимости от биологического состояния производителей и изменчивости среды // Изв. ТИНРО-Центра. 2013. Т. 175. С. 42–55.

Черноиванова Л.А., Ким Л.Н. Дифференциация по размерам в возрастных классах сельди *Clupea pallasii* Val. залива Петра Великого (Японское море) // Морские биологические исследования: достижения и перспективы. Сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с международным участием. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. Т. 3. С. 475–478.

Черноиванова Л.А., Панченко В.В., Соломатов С.Ф. Современное состояние запасов тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* в российских водах материкового побережья Японского моря (подзона Приморье) // Водные биологические ресурсы: состояние, мониторинг, управление. Сб. материалов Всерос. науч. конф. с международным участием. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2017. С. 74–79.

Черноиванова Л.А. Динамика показателей линейного роста сельди *Clupea pallasii* залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. 2020. Т. 60. № 2. С. 183–191.

Чупышева Н.Г., Богаткин Ю.Н. Особенности развития и выживаемости икры сельди залива Петра Великого на искусственных и естественных нерестилищах // Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток: ТИНРО, 1985. С. 41–49.

Чупышева Н.Г., Жук А.П. К вопросу о повышении эффективности воспроизводства сельди залива Петра Великого с помощью искусственных нерестилищ // Тез. докл. IV Всесоюзного совещания по научно-техническим проблемам марикультуры. Владивосток, 1983. С. 82–83.

Чупышева Н.Г., Пегливаньян В.А., Грутман М.А. Материалы к определению эффективности воспроизводства сельди залива Петра Великого на искусственных нерестилищах. Отчет о НИР. Владивосток, 1986. Архив ТИНРО. Арх. № 19948. 40 с.

Шунтов В.П., Темных О.С. Современные перестройки в морских экосистемах в связи с климатическими изменениями: приоритетность глобальных или региональных факторов? // Современные глобальные изменения природной среды. М.: Научный мир, 2006. С. 49–64.

**BIOLOGICAL CHARACTERISTIC OF HERRING
OF PETER THE GREAT BAY (JAPAN SEA)**

© 2022 y. L.A. Chernova

*Pacific branch Russian Federal Research Institute of the Fisheries and Oceanography,
Vladivostok, 690091*

Herring in Peter the Great Bay (*Clupea pallasii*) lives on the southern outskirts of the species' range, is significantly inferior to other Far Eastern herring populations in level of stock, but is periodically able to form a relatively high abundance. A long-term analysis of the length-age composition showed the presence in this population of fish groups that differ in life cycle duration, puberty time, and population dynamics. Stock level and success of reproductive strategy of herring in Peter the Great Bay determines the coincidence of intrapopulation factors and favorable features of the current climatic phase. In each new background, the population undergoes the initial stage of formation of the corresponding reproductive organization, preceding the increase in abundance.

Keywords: Herring, abundance, generation, age, fecundity, reproduction conditions