

УДК 597.553.1.591.134

ДИНАМИКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЛИНЕЙНОГО РОСТА СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASII* ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

© 2020 г. Л. А. Черноиванова*

Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ТИНРО, Владивосток, Россия

*E-mail: chlas27@yandex.ru

Поступила в редакцию 29.05.2019 г.

После доработки 06.06.2019 г.

Принята к публикации 06.06.2019 г.

Анализ размерно-возрастного состава тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* зал. Петра Великого в 1941, 1944 и 1947–2017 гг. показал наличие статистически достоверно отличающихся линейными размерами категорий крупных, средних и мелких рыб. Их доли в поколениях подвержены долгопериодным и межгодовым изменениям. Выделенные группировки рыб различаются длительностью жизненного цикла, временем полового созревания и динамикой численности, но не являются полностью репродуктивно изолированными. В многолетней динамике соотношения размерных категорий в рассматриваемых поколениях в периоды подъема запасов доминируют крупные и средние особи с положительными отклонениями линейного роста, а в годы низкой численности преобладают группировки мелких и средних рыб с отрицательными отклонениями индексов роста.

Ключевые слова: тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, поколение, линейный рост, темп роста, залив Петра Великого.

DOI: 10.31857/S0042875220020046

В дальневосточных морях известны популяции тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* с быстрым, с медленным ростом и растущие в умеренном темпе. В каждой из них существует межгодовая изменчивость скорости роста, иногда достигающая различий межпопуляционного уровня и часто связанная с периодичностью изменений численности (Науменко, 2001). Считается, что сельдь зал. Петра Великого имеет быстрый темп линейного роста (Науменко, 2001, 2002). Судя по результатам анализа размерно-возрастного состава, с наиболее высокой скоростью рыбы этой популяции росли в периоды значительных запасов – в середине 1920-х и с середины 1970-х до конца 1980-х гг. (Амброз, 1931; Посадова, 1985, 1988). Показатели роста особей уменьшились в период депрессии популяции в 1990-х и 2000-х гг. (Черноиванова и др., 2009). На протяжении всего периода исследований с середины 1920-х гг. до настоящего времени, кроме долговременной и межгодовой вариативности показателей роста, отмечено наличие быстро-, средне- и медленно растущих рыб в пределах одновозрастных классов (Черноиванова, Ким, 2016). Исследования динамики численности в популяциях тихоокеанской сельди показали, что уровень запасов в значительной степени определяется скоростью роста поколений, его межгодовой и долгопериодной изменчивостью (Науменко, 2001).

В связи с этим цель работы – определить особенности линейного роста разных поколений сельди зал. Петра Великого.

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. В работе использованы имеющиеся архивные данные ТИНРО-центра за 1941, 1944 и 1947–1995 гг., а также собственные материалы за 1996–2017 гг. Всего за рассматриваемый период (1941–2017 гг.) проанализировано >60 тыс. рыб в возрасте 2–13 полных лет. Данные, относящиеся к 1920-м гг., приведены по монографии Амброза (1931). Длину рыб измеряли по Смитту (*FL*); возраст определяли по чешуе.

При расчёте общих характеристик вариационного ряда длины полагали, что частотное распределение значений, ~95% которых находились в пределах двух стандартных отклонений от среднего, подобно нормальному. Границы нормы распределения длины в возрастных классах устанавливали в соответствии с правилом двух сигм (Гланц, 1999). Рыбы с длиной тела в пределах среднемноголетних значений отнесены к категории средних; с выходящей за пределы двух стандартных отклонений в

Таблица 1. Параметры распределений для категорий мелких, средних и крупных особей тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* зал. Петра Великого (Черноиванова, Ким, 2016)

Категория размеров	Показатель вариации	Возраст, годы (число рыб, экз.)												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
		(1031)	(7827)	(13229)	(12241)	(8061)	(7703)	(5508)	(2910)	(1081)	(331)	(108)	(15)	(2)
Мелкие	<i>M</i>	12.80	19.60	22.20	26.30	28.10	30.90	31.90	32.20	—	—	—	—	—
	<i>m</i>	0.06	0.04	0.02	0.03	0.04	0.03	0.07	0.09	—	—	—	—	—
	σ	0.96	1.28	1.21	1.43	1.54	1.09	1.00	0.57	—	—	—	—	—
	min	8.50	15.50	17.50	19.50	21.50	24.70	27.50	30.50	—	—	—	—	—
	max	13.00	22.50	25.00	28.50	31.50	33.50	34.00	34.00	—	—	—	—	—
Средние	<i>M</i>	15.30	22.70	25.80	29.50	31.60	33.40	35.00	36.10	36.70	37.60	37.60	37.40	37.5
	<i>m</i>	0.04	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.02	0.03	0.06	0.12	0.29	—
	σ	1.04	1.27	1.89	1.21	1.13	0.94	0.91	0.85	0.92	1.06	1.25	1.13	—
	min	13.20	20.20	22.10	27.10	29.50	31.40	33.20	34.10	34.50	35.10	35.10	35.10	37.0
	max	17.00	25.50	29.00	32.00	34.00	35.00	37.00	38.00	39.00	40.00	40.00	40.00	38.0
Крупные	<i>M</i>	17.60	26.10	29.10	32.80	34.90	35.70	36.60	—	—	—	—	—	—
	<i>m</i>	0.04	0.04	0.02	0.03	0.04	0.02	0.01	—	—	—	—	—	—
	σ	0.34	1.08	0.84	0.64	0.71	0.44	0.38	—	—	—	—	—	—
	min	16.90	24.50	28.30	32.00	33.00	34.00	35.90	—	—	—	—	—	—
	max	20.00	29.50	32.50	35.00	36.50	37.50	37.50	—	—	—	—	—	—

Примечание. *M* – средняя длина (*FL*), см; min, max – минимальная и максимальная длина, см; *m* – ошибка среднего, σ – стандартное отклонение.

сторону уменьшения или увеличения – к категории мелких или крупных (табл. 1).

Диапазоны варьирования длины мелких и крупных категорий сельдей определяли по соотношению между процентилями и числом стандартных отклонений от среднего (Гланц, 1999): $M - 2\sigma = 2.5\%$, $M - \sigma = 16.0\%$, $M = 50.0\%$, $M + \sigma = 84.0\%$, $M + 2\sigma = 97.5\%$. Во всех возрастных классах средняя длина рыб в выделенных категориях соответствовала доверительному интервалу среднего значения (порог доверительной вероятности – 95%).

В настоящей работе принято, что в поколениях сельди доминирует одна из категорий в тех случаях, когда в уловах частота её встречаемости в течение жизни генерации составляет 50–100% (массовое количество). При встречаемости данной категории в поколении 30–50% она количественно составляет значительную долю, 10–30% – заметную численность в поколении, <10% – её доля незначительная.

Изменение темпа линейного роста сельди в выделенных размерных категориях рассматривали на основании статистического описания динамического ряда (Ефимова и др., 2007). Индекс отклонения линейных размеров (*T*, %) в конкретном году вычисляли по формуле: $T_{ni} = x_{ni}/x_{ncp} \times 100 - 100$, где T_{ni} – индекс отклонения линейных размеров сельди возрастного класса *n* данной размерной

категории в *i*-том году, x_{ni} – средняя длина возрастного класса *n* данной размерной категории в *i*-том году, x_{ncp} – среднемноголетнее значение длины возрастного класса *n* данной размерной категории.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Жизненный цикл сельди зал. Петра Великого проходит в заливе и прилегающих водах юго-западной части Японского моря. По сравнению с другими дальневосточными популяциями морских сельдей уровень её запасов невысокий; для неё известны кратковременные периоды высокой численности и более продолжительные – низкой численности. Нерест этой популяции проходит в прибрежной части зал. Петра Великого и небольшой акватории прилегающих вод Северного Приморья, и только при увеличении запасов нерестилища распространяются до зал. Ольга (Гаврилов, Посадова, 1982; Вдовин, Черноиванова, 2006).

Анализ изменчивости линейного роста сельди зал. Петра Великого проводили по данным наблюдений в период нереста в 1926–1927, 1941, 1944 и 1947–2017 гг. В пределах одновозрастных классов были выделены три размерные категории рыб – средние, мелкие и крупные, имеющие при этом разную продолжительность жизни. Предельный возраст особей, представляющих ранг

мелких, составил 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 (табл. 2).

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 сопровождалось, 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 г. рождения, доминировала в подавляющем большинстве генераций. В отличие от категорий мелких и крупных рыб, в категории средних отмечены существенные изменения скорости роста особей в рассматриваемом ряду поколений, поэтому её динамику анализировали детальнее (рис. 1). В категории средних рыб отрицательные индексы отклонения линейных размеров от среднемноголетних значений практически для всех возрастных классов наблюдались в поколениях 1935–1942 и 1994–2015 гг. рождения. Исключения составили некоторые поколения 2000-х гг.: в возрасте 2 и 3 года их скорость роста превышала среднемноголетние показатели (рис. 1а, 1б). Отметим, что в категории средних рыб отрицательные отклонения от среднемноголетних значений длины чаще появлялись в поколениях со значительной долей или доминированием в них сельди мелкой категории. Положительные отклонения индекса линейного роста в категории средних рыб отмечались в поколениях сельди 1945–1959 гг. от 2-го до 5-го года жизни (рис. 1а–1г), начиная с 6-го года и старше в большинстве указанных поколений наблюдался замедленный темп роста (рис. 1д–1м). Положительными значениями показателя роста (индекс T) для всех присутствующих возрастных классов характеризовались поколения 1973–1984 гг. (рис. 1а–1к).

Межгодовые колебания замедления или ускорения темпа роста оказались наиболее выраженными среди поколений 1960–1972 гг., причём заметная межгодовая изменчивость отмечалась для рыб в возрасте 2–5 лет, в то время как у более старших особей этих генераций были только отрицательные значения индекса отклонения длины тела. В генерациях, родившихся в 1985–1994 гг., также наблюдалась межгодовая изменчивость роста в 2–5-годовалом возрасте, но группы старшего возраста в поколениях 1985–1987 гг. имели отрицательные отклонения от среднемноголетней длины, а темп роста особей того же возраста 1988–1992 гг. рождения превышал средние показатели. По материалам 1927 г. (Амброз, 1931), в поколениях 1917–1925 гг. линейные размеры в средней категории сельди либо превосходили, либо были близки к среднемноголетним значениям во всех возрастных классах (рис. 1).

Сопоставление динамики численности популяции сельди зал. Петра Великого и темпа роста рыб средней размерной категории показало наличие периодической изменчивости скорости роста поколений. Наиболее высокие показатели линейного роста наблюдались в поколениях 1917–1925, 1951–1957 и 1974–1982 гг., т.е. 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) показатели темпа роста в средней категории рыб имели заметные отрицательные отклонения.

По нашим данным, в категории средних рыб вариабельность темпа роста сочеталась с изменениями максимального возраста. В поколениях с медленным ростом в годы низкой численности жизненный цикл сокращался. 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 (рис. 2). В генерациях, появившихся в кратковременный период подъёма запасов в середине 1950-х гг., рыбы средней категории также имели высокий темп роста, но непродолжительный жизненный цикл (9 лет против максимума для данной категории 13 лет). В отмеченной выше межгодовой вариабельности темпа роста в категории средних рыб в 1960–1972 гг. в первой половине 1960-х гг. преобладали поколения с максимальным возрастом 8–9 лет, а с середины 1960-х гг. появились долгоживущие генерации, обеспечившие подъём численности 1970–1980-х гг. Межгодовые колебания темпа роста и продолжительно-

Таблица 2. Соотношение размерных категорий тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* зал. Петра Великого в поколениях 1918–1925 и 1934–2013 гг.

Год рождения	Доля размерных категорий, %		
	мелкие	средние	крупные
1918	40.0	46.7	13.3
1919	42.4	51.5	6.1
1920	38.2	55.4	6.4
1921	5.4	84.0	10.6
1922	0	79.6	20.4
1923	0	62.2	37.8
1924	0	26.6	73.4
1925	1.4	49.5	49.1
1934	100	0	0
1935	78.1	21.9	0
1936	86.4	13.6	0
1937	86.6	13.4	0
1938	54.2	45.8	0
1939	38.9	61.1	0
1940	23.1	76.9	0
1941	1.8	96.5	1.7
1942	2.8	95.3	1.9
1943	80.0	20.0	0
1944	1.5	98.1	0.4
1945	1.0	98.4	0.6
1946	2.5	92.7	4.8
1947	0.3	91.3	8.4
1948	0.9	80.7	18.4
1949	0.5	75.7	23.8
1950	0	72.5	27.5
1951	0.8	92.7	6.5
1952	16.9	79.6	3.5
1953	1.3	93.3	5.4
1954	0	64.9	35.1
1955	0.1	75.7	24.2
1956	0.5	97.3	2.2
1957	0.4	92.6	7.0
1958	1.2	81.3	17.5
1959	19.6	68.6	11.8
1960	20.0	73.0	7.0
1961	24.7	69.8	5.5
1962	35.6	63.7	0.7
1963	3.2	65.4	31.4
1964	71.5	19.7	8.8
1965	9.6	89.8	0.6
1966	43.2	53.6	3.2
1967	14.2	85.0	0.8
1968	3.5	94.9	1.6
1969	26.0	72.2	1.8
1970	23.2	65.5	11.3
1971	1.1	91.5	7.4
1972	3.5	69.8	26.7
1973	12.6	79.3	8.1
1974	1.5	91.6	6.9
1975	1.5	89.3	9.2
1976	2.3	88.6	9.1
1977	1.4	93.6	5.0
1978	2.7	94.8	2.5
1979	10.3	84.9	4.8
1980	1.7	96.3	2.0
1981	0.5	89.9	9.6
1982	0.7	87.9	11.4

Таблица 2. Окончание

Год рождения	Доля размерных категорий, %		
	мелкие	средние	крупные
1983	0.5	91.5	8.0
1984	0.9	87.0	12.1
1985	25.9	68.7	5.4
1986	15.6	78.8	5.6
1987	8.2	81.5	10.3
1988	0.9	85.5	13.6
1989	8.6	79.1	12.3
1990	7.4	74.4	18.2
1991	29.3	57.4	13.3
1992	17.0	67.2	15.8
1993	13.8	64.2	22.0
1994	32.4	52.0	15.6
1995	55.9	41.4	2.7
1996	63.0	34.3	2.7
1997	45.1	54.3	0.6
1998	51.4	44.8	3.8
1999	67.2	31.7	1.1
2000	72.4	27.5	0.1
2001	23.8	74.0	2.2
2002	7.8	91.0	1.2
2003	16.7	81.9	1.4
2004	24.4	69.6	6.0
2005	48.2	48.5	3.3
2006	7.5	91.4	1.1
2007	32.0	59.7	8.3
2008	50.5	49.0	0.5
2009	38.5	61.2	0.3
2010	40.3	59.7	0
2011	40.5	58.9	0.6
2012	20.8	78.0	1.2
2013	23.6	75.5	0.9

Примечание. 1918–1925 гг. – по данным: Амброз, 1931.

сти жизни поколений в средней категории рыб, наблюдающиеся в фазах снижения запасов и в годы их относительно низкой величины, отражают переход популяции сельди зал. Петра Великого к изменению таких параметров, сопряжённых с темпом роста, как длительность жизненного цикла, размеры впервые созревающих особей, возраст массового полового созревания, и к формированию другого уровня численности (Вдовин, Черноиванова, 2006; Черноиванова и др., 2009).

Реализация потенциала популяции к наращиванию численности зависит от взаимодействия динамики основных биологических параметров её нерестовой части и изменчивости среды. В популяции сельди зал. Петра Великого повторяемость урожайных поколений существенно возрастает в тёплые годы, если преобладают короткоцикловые 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 короткоцикловых поколений) наращивать высокую численность (Черноиванова, 2013).

Таким образом, 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.

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 восточно-берингоморской сельди, но в большинстве дальневосточных популяций в периоды высокой численности и в годы глубокой депрессии скорость ли-

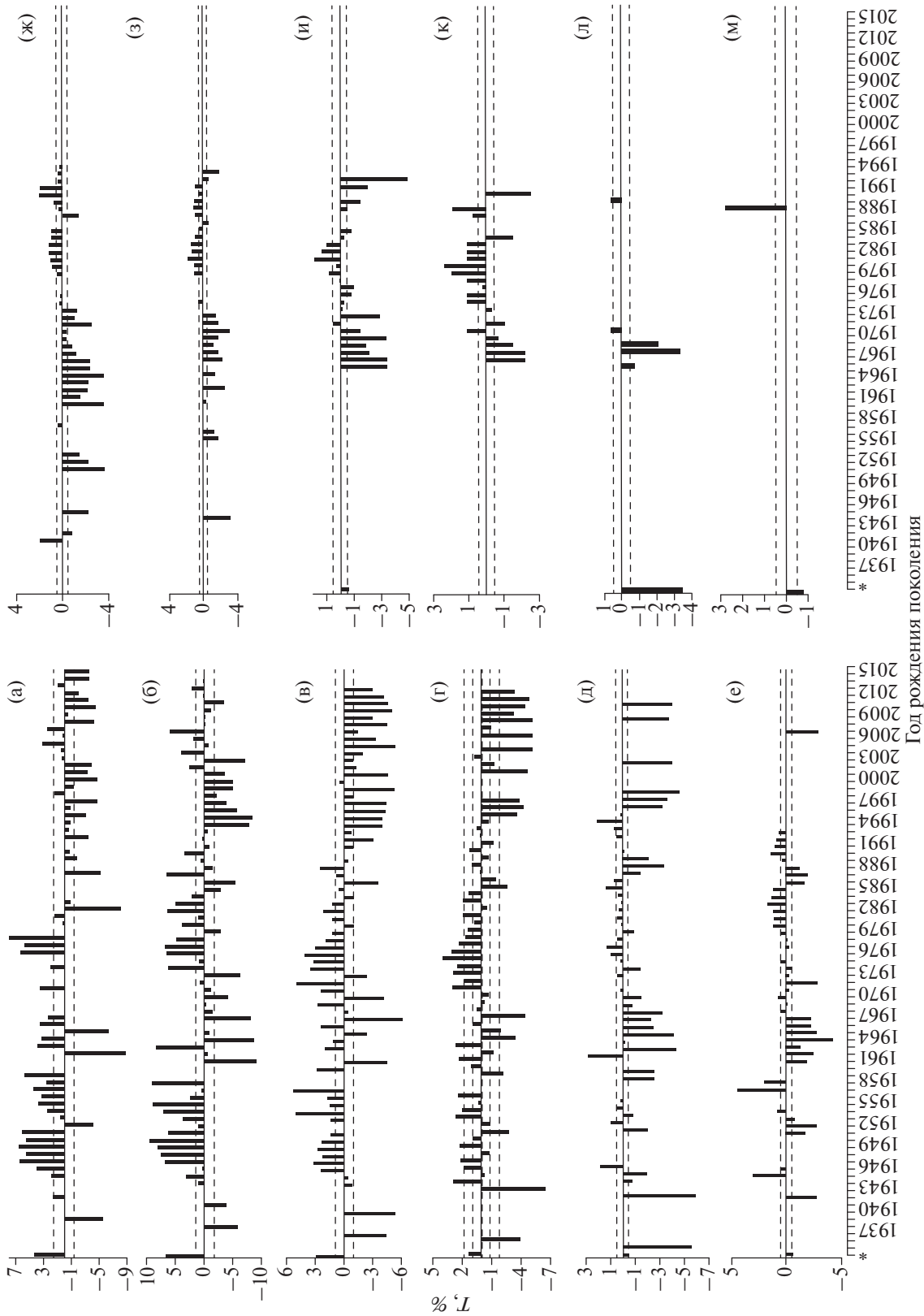


Рис. 1. Отклонения линейных размеров относительно среднеголетних значений (*T*, %) тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* разного возраста в поколениях 1935–2015 гг. для категории средних рыб в зал. Петра Великого: а – 2 года, б – 3 года, в – 4 года, г – 5 лет, д – 6 лет, е – 7 лет, ж – 8 лет, з – 9 лет, и – 10 лет, к – 11 лет, л – 12 лет, м – 13 лет; * данные по росту сельди за 1927 г.; Амврос, 1931, (–) – уровень значимости 0.01.

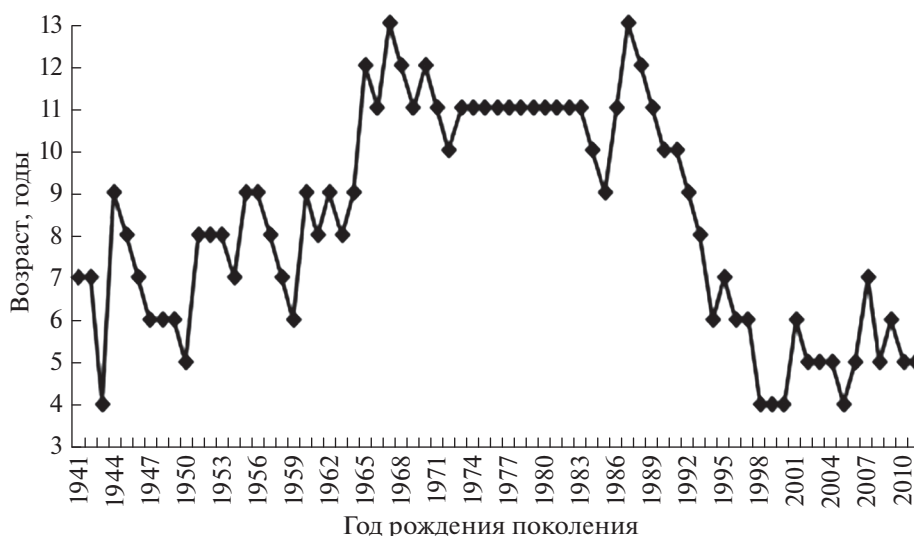


Рис. 2. Динамика максимального возраста в поколениях средней размерной категории тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* зал. Петра Великого, 1941–2015 гг.

нейного роста ниже, чем в периоды средней и низкой численности (Науменко, 2001).

Ранее было отмечено, что катастрофическое падение численности сельди в зал. Петра Великого после 1930 г. сопровождалось уменьшением числа возрастных групп (Гаврилов, Посадова, 1982). В современный период депрессии в популяции преобладают поколения с укороченным жизненным циклом, низким темпом роста, минимальной длиной впервые созревающих особей и массовым половым созреванием двухлеток (Черноиванова и др., 2009; Черноиванова, 2013).

Рассматриваемые особенности линейного роста различных размерных категорий сельди зал. Петра Великого позволили выделить несколько одновозрастных группировок с разным типом роста (рис. 3). Различия средней длины особей основных выделенных категорий (крупных, средних и мелких рыб), оцениваемые согласно критерию Стьюдента, оказались статистически достоверны-

ми при уровне значимости $p < 0.001$ (табл. 3). Наиболее различается темп роста группировок мелких и крупных рыб. Сельди этих категорий заметно различаются сроками нерестовых подходов: крупные особи подходят на нерест в феврале–марте, нерест мелких проходит в конце апреля и в мае. В период нагула мелкая сельдь располагается до 50-метровой изобаты, в осенне-зимний период держится в прибрежной части залива (в мелководной части залива или на местах летнего нагула вблизи нерестилищ) и заходит в эстуарии рек. Крупная сельдь в летний период распространяется до глубин 200–300 м, зимует в относительно тёплом промежуточном слое открытых вод зал. Петра Великого. Сельди категории мелких рыб лучше адаптированы к прибрежным условиям, категория крупных рыб соответствует типу морских сельдей по классификации Науменко (2001).

Категория средних рыб представляет собой основу численности популяции сельди зал. Петра

Таблица 3. Критерий различий Стьюдента для средних значений длины выделенных размерных категорий тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* зал. Петра Великого в зависимости от возраста

Возраст, годы	Сравниваемые размерные категории		
	средние–мелкие	средние–крупные	мелкие–крупные
2	77.1	74.7	115.4
3	133.9	131.2	272.4
4	107.0	114.5	171.8
5	85.5	78.1	122.9
6	68.8	99.7	119.1
7	46.5	86.9	69.7
8	40.2		

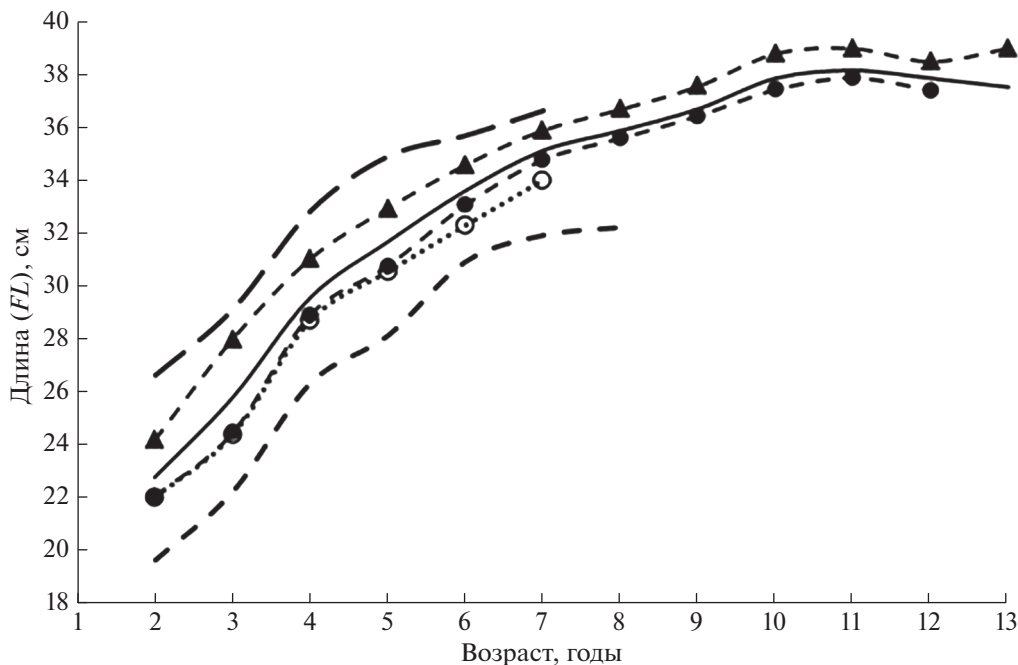


Рис. 3. Линейный рост поколений тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* зал. Петра Великого, относящихся к размерным категориям крупных (— —), средних (—) и мелких (- -) рыб, а также поколений категории средних рыб с положительными (▲) и отрицательными (●, ○) отклонениями от среднемноголетнего значения; (○) — поколения 1994–2015 гг. с укороченным жизненным циклом; пояснения см. в тексте.

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. 3): 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.

Для всех поколений в категории средних рыб характерны нерестовые подходы с середины марта до середины апреля, причём сроки массового нереста периодически смещаются в зависимости от размерного состава поколений: сельдь поколений с замедленным темпом роста и укороченным жизненным циклом нерестится преимущественно в апреле, а долгоживущих и лучше растущих поколений — в марте. 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 поколений с укороченным жизненным циклом и невысоким темпом роста. Наибольшей численности популяция сельди в зал. Петра Великого достигала в периоды доминирования долгоживущих быстрорастущих поколений с заметной долей присутствия особей крупной категории.

Для тихоокеанской сельди характерно наличие локальных малочисленных популяций, периодически формирующих высокую численность. Они не являются репродуктивно изолированными и имеют возможность значительно перемещиваться. Например, известное в Японском море сахалино-хоккайдское стадо в период высоких запасов составляет единую суперпопуляцию, в годы со средней численностью имеет соподчинённые единицы раннего и позднего нереста, а в текущий период низкой численности существует в виде местных сельдей северной части Японского моря, юго-западного побережья Сахалин и западного побережья Хоккайдо. Эти группировки разобценны по срокам и районам нереста, различаются по мор-

фологическим и биологическим признакам и нагульным ареалам (Науменко, 2001; Ившина, 2008).

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.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В относительно небольшой по численности и занимаемой акватории популяции сельди зал. Петра Великого наблюдается неоднородность темпа линейного роста особей в одновозрастных классах. Категории крупных, средних и мелких рыб достоверно отличаются линейными размерами. Их численное соотношение в поколениях изменяется как в межгодовом, так и в долгопериодном аспектах. Выделенные группировки различаются длительностью жизненного цикла, размерами тела, возрастом полового созревания и динамикой численности, но в связи с ограниченным районом обитания не могут быть полностью репродуктивно изолированными. Наиболее обособленные категории мелких и крупных рыб, имея общий нерестовый ареал, разобщены во времени нерестовых подходов, а также в пространственном расположении районов нагула и зимовки. Сельди категории мелких рыб лучше адаптированы к прибрежным условиям, а категория крупных рыб соответствует экологической форме морских сельдей.

В категории средних рыб, составляющей основу численности сельди зал. Петра Великого, заметные периодические сдвиги в сторону замедления или ускорения темпа роста обусловлены большей возможностью перемешивания с категориями крупных и мелких рыб, особенно в нерестовый и посленерестовый периоды. Типы долгоживущих поколений, состоящих из рыб с положительными индексами линейного роста, или короткоцикловых – с отрицательными, формируются в соответствии с преобладающим влиянием категорий крупных или мелких рыб. Наибольшей численности популяции сельди в зал. Петра Великого достигает в периоды доминирования долгоживущих поколений среднего ранга с заметной долей особей крупной категории.

В многолетней динамике соотношения размерных категорий в рассматриваемых поколениях в периоды подъёма запасов доминируют крупные и средние сельди с положительными отклонениями линейного роста, а в годы низкой

численности преобладают группировки рыб мелкого ранга и среднего с отрицательными индексами роста.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амброз А.И. 1931. Сельдь (*Clupea harengus pallasii* C.V.) залива Петра Великого. Биологический очерк // Изв. ТИНРО. Т. 6. 313 с.
- Вдовин А.Н., Черноиванова Л.А. 2006. Многолетняя динамика некоторых параметров популяции тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* (Clupeidae) залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 1. С. 54–61.
- Гаврилов Г.М., Посадова В.П. 1982. Динамика численности тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Valenciennes (Clupeidae) залива Петра Великого // Там же. Т. 22. Вып. 5. С. 760–772.
- Гланц С. 1999. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 459 с.
- Ефимова М.Р., Петрова Е.В., Румянцев В.Н. 2007. Общая теория статистики. М.: ИНФРА-М, 416 с.
- Ившина Э.Р. 2008. Основные черты биологии и современное состояние запасов сельди (*Clupea pallasii* Valenciennes, 1847): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Южно-Сахалинск: СахНИРО, 19 с.
- Науменко Н.И. 2001. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский: Камчат. печат. двор, 330 с.
- Науменко Н.И. 2002. О росте тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 6. Петропавловск-Камчатский: Изд-во КамчатНИРО. С. 67–74.
- Посадова В.П. 1985. Межгодовая изменчивость нерестовых подходов сельди залива Петра Великого // Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 22–29.
- Посадова В.П. 1988. Состояние запасов сельди залива Петра Великого // Изменчивость состава ихтиофауны, урожайности поколений и методы прогнозирования запасов рыб в северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 64–69.
- Черноиванова Л.А. 2013. Эффективность воспроизводства тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Val залива Петра Великого (Японское море) в зависимости от биологического состояния производителей и изменчивости среды // Изв. ТИНРО. Т. 175. С. 42–55.
- Черноиванова Л.А., Ким Л.Н. 2016. Дифференциация по размерам в одновозрастных классах сельди *Clupea pallasii* Val. залива Петра Великого (Японское море) // Сб. матер. Всерос. науч.-практ. конф. “Морские биологические исследования: достижения и перспективы”. Т. 3. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 475–478.
- Черноиванова Л.А., Измятинский Д.В., Соломатов С.Ф. и др. 2009. Оценка биологического состояния репродуктивной части популяции сельди залива Петра Великого (Японское море) по результатам мониторинга 2007–2008 гг. // Матер. III Междунар. науч.-практ. конф. “Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки”. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центр. С. 84–89.