



Промысловые виды и их биология

Количественные закономерности распределения обькрения на естественных нерестилищах охотской сельди

А.А. Дуленин, Д.С. Диденко

Хабаровский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ХабаровскНИРО»), Амурский бульвар, 13а, г. Хабаровск, 680030
E-mail: dulenin@mail.ru

Цель работы состояла в ретроспективном анализе количественных характеристик обькрения на естественных нерестилищах охотской популяции сельди, расположенных в пределах сублиторального пояса макрофитов основной части ее нерестового ареала, т.е. у северо-западного побережья Охотского моря в границах Хабаровского края.

Основным методом сбора материалов послужили специализированные водолазные съёмки на нерестилищах, выполненные единообразно, в одних и тех же районах в 2008–2020 гг.

В результате были проанализированы данные о межгодовой динамике общей площади нерестилищ, количества ежегодно откладываемой на макрофиты икры и расчётной численности нерестового запаса. Рассмотрена временная и пространственная динамика площадей локальных нерестилищ, плотностей обькрения, массовых долей икры на макрофитах. Установлено, что количество отложенной сельдью икры связано сильно выраженной степенной зависимостью с площадью локальных нерестилищ ($y = 0,41x^2 + 3,27x + 0,46$; $R^2 = 0,87$; $F = 1182,8$; $p < 0,0001$). При этом количество икры оказалось слабо связано с плотностью обькрения ($R^2 = 0,14$) и массовой долей икры на макрофитах ($R^2 = 0,25$). Тестовые расчёты количества отложенной икры по уравнению зависимости от площади локальных нерестилищ показали высокое сходство результатов ($r_s = 0,94$) с расчётами стандартным методом (с использованием показателей площади и плотности обькрения). Установлено, что плотности и массовые доли обькрения относительно равномерно распределяются по глубине и в широтном направлении.

Заключение. Выявленные закономерности могут быть использованы для рационализации учетных съёмок и для расчёта нерестового запаса.

Ключевые слова: охотская сельдь *Clupea pallasii*, естественные нерестилища, обькрение, закономерности распределения.

Quantitative regularities of roe distribution on natural spawning grounds of Okhotsk herring within the macrophyte belt

Aleksandr A. Dulenin, Dmitry S. Didenko

Khabarovsk Branch of VNIRO («KhabarovskNIRO»), 13a, Amursky boulevard, Khabarovsk, 680038, Russia

The aim of this paper is the retrospective analysis of quantitative characteristics of roe coverage on natural spawning grounds of Okhotsk herring within the sublittoral macrophyte belt in the main part of its spawning range (the northwestern coast of the Sea of Okhotsk within Khabarovsk Krai).

Methods. The main data collecting method were the specialized SCUBA roe surveys on the spawning ground, carried out uniformly in the same areas in 2008-2020.

As results, spawning grounds total area interannual dynamics, annual amount of roe deposited on macrophytes, and spawning stock estimates, calculated by these indicators according to the generalized data were analyzed. The temporal and spatial dynamics of the local spawning areas, roe density and mass ratios on macrophytes were analyzed. It was found that the amount of roe laid by herring is associated with a strongly pronounced power dependence with the area of local spawning grounds ($y = 0.41x^2 + 3.27x + 0.46$, $R^2 = 0.87$, $F = 1182.8$, $p < 0.0001$). At the same time, the amount of roe turned out to be weakly related to the density of its laing ($R^2 = 0.14$) and the mass fraction of roe on macrophytes ($R^2 = 0.25$). Test calculations of the amount of laid roe using the equation of dependence on the area of local spawning grounds showed a high similarity of the results ($r_s = 0.94$) with the calculations by the standard method (using indicators of area and roe density). Therefore, deposited roe quantity is suggested to be calculated from the equation of its relationship with the spawning grounds area estimates. It has been found that roe densities and mass fractions are relatively evenly distributed over depth and latitude.

Conclusion. The revealed patterns can be used to rationalize roe survey and for the herring stock assessment.

Keywords: Pacific herring *Clupea pallasii*, Okhotsk population, natural spawning grounds, roe coverage, distribution regularities, deposited roe estimation.

ВВЕДЕНИЕ

Из нескольких популяций сельди (*Clupea pallasii* Cuvier et Valenciennes, 1847), обитающих в Охотском море, наиболее многочисленной в настоящее время является охотская [Булгакова, Смирнов, 2016]. Это самая крупная эксплуатируемая сельдевая популяция в мире и второй по значимости после минтая объект добычи в северной части Охотского моря [Фархутдинов, 2007]. Её численность в последние годы растёт. Нерест происходит преимущественно на донную растительность. В своё время считалось, что сельдь нерестится большей частью на литорали [Галкина, 1960]. Однако, вскоре выяснилось, что основной зоной нереста является сублитораль, где для определения площади нерестилищ стали использовать водолазные съёмки. Нерестовый ареал популяции простирается у материковых побережий северо-западной части Охотского моря от Удской губы на юге до Тауйской губы на севере [Тюрнин, 1973]. Его общая протяжённость составляет более 1000 км. За весь период исследований обнаружено 107 локальных нерестилищ; их потенциальная площадь оценена в 77,956 км² при общей протяжённости 355,5 км.¹ Реальная площадь нерестилищ всегда значительно меньше: ранее в разные годы она колебалась в пределах от 1,5 до 30 км² [Тюрнин, 1973; Бенко и др., 1987]. Основные нерестилища расположены на участках от мыса Борисова на юго-западе до Ейринейской губы на северо-востоке района [Тюрнин, 1967; Пономарев, 2012].

Главными нерестовыми субстратами являются 4 доминирующих вида бурых водорослей района: *Saccharina gurjanovae* (A.D. Zinova) Selivanova, Zhigadlova & G.I. Hansen 2007, *Alaria esculenta* (L.) Greville 1830, *Stephanocystis crassipes* (Mertens ex Turner) Draisma, Ballesteros, F. Rousseau & T. Thibaut 2010, *Pseudolessonia laminarioides* (Postels & Ruprecht) G.Y. Cho, N.G. Klochkova, T.N. Krupnova & Boo 2006, а также многовидовые группировки красных водорослей: *Ptilota asplenioides* (Esper) C. Agardh 1822, *Odonthalia corymbifera* (S.G. Gmelin) Greville 1830, *Tichocarpus crinitus* (S.G. Gmelin) Ruprecht 1850, *Chondrus platynus* (C. Agardh) Ruprecht 1850, *Neohyphosiphon middendorffii* (Ruprecht) M.J. Wynne 1983, *Hymenena ruthenica* (Postels & Ruprecht) A.D. Zinova 1965, зелёная водоросль *Ulva lactuca* L. 1753 и морская трава *Zostera marina* L. 1753. Количественные закономерности распределения донных макрофитов в пространстве и времени в районе расположения основных нерестилищ сельди уже были

проанализированы [Дуленин, 2015; 2016]. Кроме того, ранее был определён процент встречаемости икры на разных видах макрофитов [Суховеева, 1976], изучена мощность их обсырания [Бенко и др., 1987]. Далее исследованы качественные характеристики нерестилищ, развитие и выживаемость на них икры [Тюрнин, 1973; Пономарев, 2012]. Ряд недавних работ [Белый, 2008 а, б; 2009, 2013] обсуждают характеристики обсырания, полученные у северо-восточного края нерестового ареала, преимущественно вне основной его части. При всем том, градиентные количественные закономерности распределения обсырания на нерестовых субстратах в пространстве и времени в пределах основной части нерестового ареала, т.е. на пространстве от мыса Борисова до Ейринейской губы, до сих пор не были изучены. Зависимости между численностью родительских поколений сельди и количественными характеристиками нерестилищ были исследованы отчасти, преимущественно на материалах тех лет, когда популяция охотской сельди была в депрессивном состоянии [Фархутдинов, 2005; Пономарев, 2012].

Между тем, помимо собственно научного интереса, исследование таких закономерностей имеет важное практическое значение для прогнозирования состояния запаса сельди. Поэтому для их выявления необходимо было выполнить ретроспективный анализ имеющихся данных. Настоящая статья представляет результаты проведённого анализа. Основными его задачами были следующие:

1. Выявить закономерности изменения обсырания во времени в период роста численности охотской популяции сельди.
2. Показать связь характеристик обсырания с общим количеством отложенной на нерестилищах икры при современном состоянии популяции охотской сельди.
3. Описать закономерности распределения обсырания в пространстве (по географической широте вдоль побережья и по глубине).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для анализа особенностей обсырания использованы материалы икорных водолазных съёмок, проведённых вдоль основной части нерестового ареала охотской сельди (табл. 1, рис. 1) в границах Хабаровского края, выполненных единообразно и охватывающих одни и те же акватории. Для непосредственного наблюдения закономерностей обсырания под водой первый автор лично выполнил не менее 300 погружений (водолазных станций) вдоль всей основной части нерестового ареала и участвовал в проведении 5 икорных съёмок.

¹ Фархутдинов Р.К. 2005. Экология воспроизводства, динамика численности и состояние запасов охотской сельди. Дисс. канд. биол. наук. Хабаровск: ХФТИНРО. С. 26.

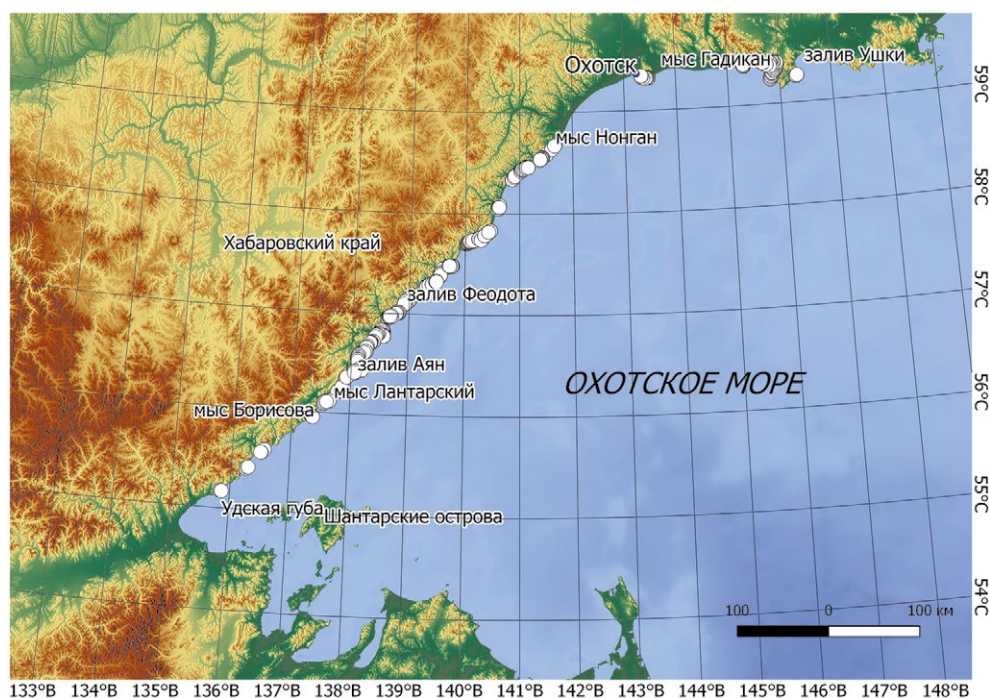


Рис. 1. Районы проведения икорных водолазных съёмок ХабаровскНИРО на основной части нерестового ареала охотской сельди у побережий северо-западной части Охотского моря в 2008–2020 гг.

Fig. 1. SCUBA roe surveys areas in the main part of Okhotsk herring spawning range at the north-western Sea of Okhotsk, according to the KhabarovskNIRO data of 2008–2020

Таблица 1. Данные икорных съёмок ХабаровскНИРО

Table 1. Roe surveys data of KhabarovskNIRO

Год	Судно	Обследованные участки	Глубины, м	Число станций
2008	ПТР «Иней»	Мыс Борисова – Ейринейская губа	1–20	286
2009	НИС «Потанино»	Мыс Борисова – зал. Ушки	1–15	395
2010	НИС «Потанино»	Мыс Борисова – Ейринейская губа	1–12	390
2011	НИС «Потанино»	Мыс Борисова – Ейринейская губа	1–13	425
2012	НИС «Потанино»	Мыс Борисова – Ейринейская губа	1–21	509
2013	НИС «Потанино»	Мыс Борисова – Ейринейская губа	1–13	592
2014	НИС «Потанино»	Зал. Аян – Ейринейская губа	1–23	412
2015	НИС «Потанино»	Мыс Борисова – Ейринейская губа	1–16	580
2017	НИС «Убеждённый»	Зал. Аян – зал. Ушки	1–13	522
2018	НИС «Убеждённый2»	Мыс Лантарь – Ейринейская губа	1–11	506
2019	НИС «Убеждённый»	Мыс Александры – зал. Ушки	2–14	486
2020	НИС «Убеждённый»	Зал. Аян – Ейринейская губа	2–16	492
Итого:			1–21	5183

Стандартная методика проведения икорных водолазных съёмок и последующей обработки проб, изложенная Р.К. Фархутдиновым,² с некоторыми дополнениями используется до настоящего времени. Съёмки

² Там же, с. 8–10.

проводят с борта среднетоннажных судов с использованием специализированных водолажных ботов и надувных моторных лодок. Водолазы используют лёгкое автономное снаряжение. Водолазные станции располагают сериями, объединёнными в разрезы перпенди-

кулярно береговой линии. Станции выполняют через каждые 50 м от глубины 1–2 м до окончания встречаемости икры сельди на макрофитах (до 12–23 м в разные годы) или до нижней границы пояса макрофитов (что наступит раньше). Разрезы делают на приблизительно равном расстоянии друг от друга (от 200 метров на небольших нерестилищах до 500 метров на крупных). В связи с высокими темпами и суровыми условиями проведения съёмки, используют упрощённую схему отбора водолазных проб. Пробы отбирают приблизительно, с 0,25 м², отмеряя стороны учётной площади (50×50 см) при помощи локтя водолаза [Дуленин, 2017], с тотальной выборкой всех обыкренных растительных субстратов. Водолаз визуально оценивает процент ОПП (общего проективного покрытия дна макрофитами) и ПП (проективного покрытия каждого из доминирующих видов). Глубину определяют по эхолоту, координаты — при помощи спутниковых навигаторов. Далее координаты экспортируют в GoogleEarth (с 2010 г.) и с помощью инструмента «многоугольник» оконтуривают каждое нерестилище, определяя его площадь.

На судне пробы взвешивают с максимальной возможной точностью (обычно до 10 г) с указанием общей биомассы макрофитов и биомассы доминирующих видов. Для оценки массовой доли икры (МДИ, %) и плотности обыкрения (ПО, млн икринок/м²), из каждой пробы на глаз отбирают мини-пробу массой около 50 г с характерными для основной пробы показателями соотношения видов и обыкрения. Мини-пробы этикетировывают, фиксируют в 4%-ном формалине и обрабатывают в камеральных условиях. Отделённую от макрофитов икру и растительный субстрат взвешивают на электронных весах с точностью до сотых долей грамма. В каждой пробе берут навеску икры (около 300 мг). Икру в навеске просчитывают. МДИ определяют отношением массы икры к массе субстрата в мини-пробе. Далее вычисляют ПО:

1) $Q_0 = \sum M_i \times k_i \times 4 \times ПП_i / 10000$, где Q_0 — ПО в пробе, г/м²; M_i — масса макрофитов в пробе с 0,25 м², г; k_i — МДИ, % на макрофитах; 4 — коэффициент пересчёта на 1 м²; ПП — %.

2) $P_0 = \sum Q_i \times n_i$, где P_0 — ПО в пробе, млн икринок/м²; Q_i — ПО на макрофитах из пробы, г/м²; n_i — количество икринок в 1 г на макрофитах.

Количество отложенной на нерестилище икры определяют как произведение средней ПО на этом нерестилище и площади нерестилища. Среднюю ПО нерестилища вычисляют как сумму ПО всех проб, взятых на этом нерестилище, делённую на количество этих проб. Для устранения неточностей, возникавших при расчёте количества икры во время икорных съём-

ок, авторы вычислили количество икры, отложенной на каждом нерестилище повторно, поэтому в статье используются скорректированные данные. Общее количество отложенной икры определяется как сумма количеств икры, учтённых на всех нерестилищах. Популяционную плодовитость охотской сельди определяют, как общее количество икры на нерестилищах с экспертными поправками, учитывающими количество икры на дне, штормовые выбросы икры, выедание икры животными и т.п. Поскольку с помощью инструментальных методов определяют только количество икры, отложенной на растительные субстраты в пределах нерестилищ, авторы для количественного анализа обыкрения использовали именно этот показатель. Численность сельди, отнерестившейся на каждом нерестилище, рассчитывают исходя из количества отложенной икры, средней индивидуальной абсолютной плодовитости сельди и доли самок. Общую численность нерестового запаса (ЧНЗ) определяют как сумму численности производителей, отнерестившихся на каждом нерестилище.

В настоящей работе для выявления зависимостей между показателями обыкрения использовали процедуру регрессионного анализа. Градиентные изменения биоты как правило наблюдаются с глубиной [Жирков, 2010] и по широте [Вальтер, 1982; Миркин и др., 2001], поэтому здесь проанализированы изменения обыкренности по глубине и по географической широте. Для оценки размаха колебаний показателей сравнивали величины их коэффициентов вариации. Оценку статистической значимости изменений в случае единственной выборки выполняли при помощи одновыборочного теста Вилкоксона, в случае множественности выборок при помощи теста Краскела-Уоллиса. Относительное влияние различных учитываемых параметров (площади нерестилищ, МДИ и ПО) выявляли методом главных компонент. Для того, чтобы выяснить какой метод расчёта количества отложенной икры наиболее пригоден для практического применения, сравнивали результаты расчётов, выполненные разными способами. Использовали уравнение зависимости, которая показывает наибольший коэффициент детерминации с количеством отложенной икры. Для расчёта количества отложенной икры применили уравнение связи между площадями локальных нерестилищ и количеством отложенной на них икры, полученное на основе суммирования многолетних данных икорных съёмок с 2008 по 2020 г. Для расчёта количества икры с поправкой на МДИ и ПО результат расчёта по уравнению площади умножали на коэффициенты МДИ или ПО. Эти коэффициенты вычислены, как отношение значения МДИ и ПО в расчётный год

к среднемноголетнему значению. Для выявления связи между результатами расчётов использовали ранговый коэффициент корреляции Спирмена. Выбор коэффициента обусловлен тем, что он, будучи непараметрическим, пригоден для сравнения небольших выборок. Статистическая обработка выполнена с использованием свободно распространяемого статистического пакета PAST 3 [Hammer, 2018] и тестов, входящих в базовую комплектацию программной среды R.³ Картографические данные обработаны в пакете NextGIS QGIS.⁴

РЕЗУЛЬТАТЫ

За период относительно высокой численности сельди с 2008 по 2020 гг. статистически значимо растёт ЧНЗ охотской популяции сельди ($\alpha = 0,28 \pm 0,07$,

$R^2 = 0,62, p = 0,002$), общее количество откладываемой икры ($\alpha = 8,52 \pm 2,11, R^2 = 0,62, p = 0,002$) и общая площадь нерестилищ ($\alpha = 1,34 \pm 0,4, R^2 = 0,53, p = 0,007$), определяемые по данным ежегодных икорных съёмок (рис. 2). При этом среднегодовая ПО, наоборот, относительно постоянна (с некоторыми исключениями) и не показывает статистически значимого тренда ($\alpha = 0,01 \pm 0,05, R^2 = 0,02, p = 0,67$).

Сказанное даёт основания рассмотреть связь площади нерестилищ, ПО и связанных с ними показателей – количеством откладываемой икры и ЧНЗ (рис. 3).

Зависимости количества отложенной икры ($\alpha = 4,6 \pm 1,7, R^2 = 0,61, p < 0,003$) и ЧНЗ ($\alpha = 0,15 \pm 0,04, R^2 = 0,59, p < 0,003$) от площади хорошо выражены. В то же время зависимости количества отложен-

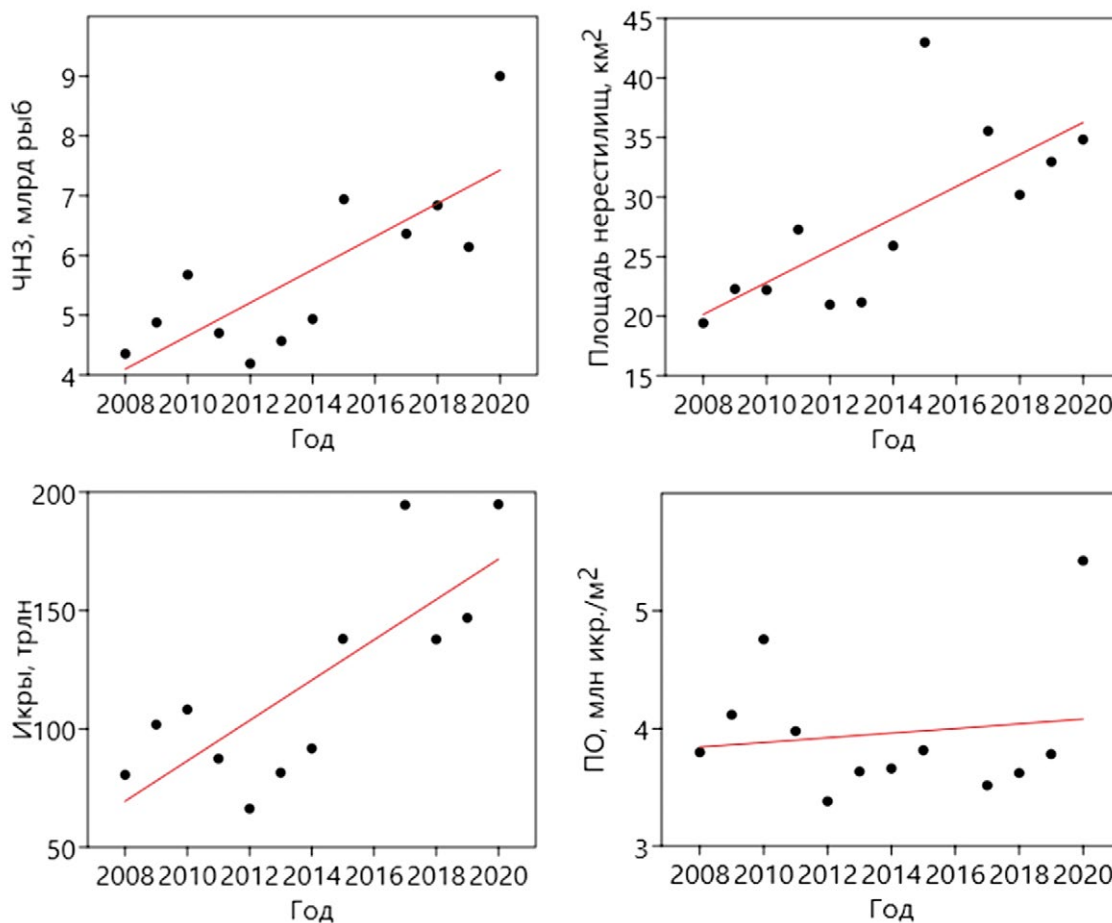


Рис. 2. Межгодовая динамика определяемых во время икорных съёмок показателей

Fig. 2. Interannual dynamics for the indices obtained by roe surveys

³ R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Accessible via: <https://www.R-project.org>. 16.02.2021.

⁴ Команда NextGIS. 2019. Документация NextGIS QGIS. Выпуск 17.0. 25–10–2019. 227 с. Доступно через: https://docs.nextgis.ru/_downloads/340c10edc4ee3eb26e18ef9398e87567/NextGISQGIS.pdf. 24.02.2021.

ной икры ($\alpha = 37,8 \pm 17, R^2 = 0,33, p = 0,05$) и ЧНЗ ($\alpha = 1,4 \pm 0,6, R^2 = 0,36, p = 0,04$) от плотности обыкрения выражены гораздо слабее, показывая, тем не менее, статистически значимые восходящие тренды. Однако внимательное рассмотрение графиков (рис. 3,

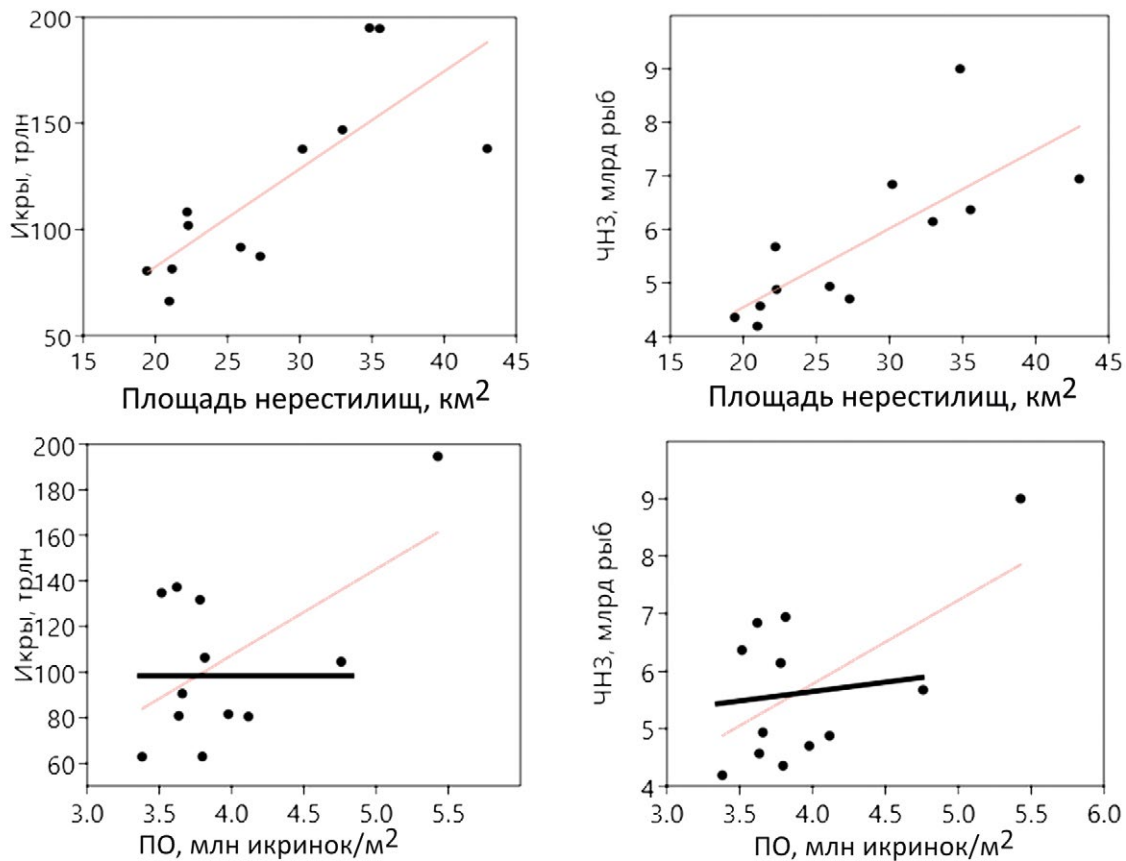


Рис. 3. Зависимости количества откладываемой икры и ЧНЗ от площади нерестилищ и ПО по данным 2008–2020 гг. Жирным проведены тренды с исключёнными данными сверхурожайного поколения 2020 г., пояснения см. в тексте

Fig. 3. Dependences of deposited herring roe quantity and spawning stock on the area of spawning grounds and roe density according to data of 2008–2020. Trends in bold with excluded data of the 2020 over-yielding generation, see text for explanations

внизу) показывает, что наклон линий трендов обусловлен только одной точкой (194 трлн икринок и 9 млрд рыб нерестового запаса, соответственно), т.е. нетипичными значениями сверхурожайного 2020 г. Исключение этой точки на каждом из графиков позволяет выявить реальную картину – как правило, зависимость количества отложенной икры ($\alpha = -0,98 \pm 24,6$, $R^2 = 0,0002$, $p = 0,97$) и ЧНЗ ($\alpha = 0,12 \pm 0,9$, $R^2 = 0,002$, $p = 0,9$) от среднегодовой плотности обильности растительности отсутствует (рис. 3, тренды выделены жирным).

Далее, необходимо рассмотреть, каковы зависимости количества отложенной икры от площади локальных нерестилищ и средней ПО на них по данным съёмки отдельных лет. По данным последней съёмки 2020 г. (рис. 4), выявленные особенности в целом повторяются: связь количества отложенной икры и площади локальных нерестилищ чрезвычайно тесна ($\alpha = 6,62 \pm 0,4$, $R^2 = 0,94$, $p < 0,0001$), а та же самая связь со средней ПО на нерестилищах очень слаба и статистически незначима ($\alpha = 1,6 \pm 1,21$, $R^2 = 0,09$, $p = 0,19$).

Анализ параметров линейной регрессии зависимости «площадь нерестилищ – количество икры» за годы наблюдений (табл. 2) показывает, что увеличение площади локального нерестилища на каждый квадратный километр даёт прирост в среднем почти на 5 трлн отложенных икринок. Угловые коэффициенты наклона линии регрессии α мало отличаются год от года, коэффициент их вариации мал. Средний коэффициент детерминации R^2 весьма высок. Год от года коэффициенты детерминации, как правило, весьма стабильны – они отличаются минимальным коэффициентом вариации. В то же время, коэффициенты вариации показателей линейной регрессии зависимости «ПО – количество икры», очень высоки. Результаты одновыборочного теста Вилкоксона показывают, что межгодовые изменения угловых коэффициентов регрессии и коэффициентов её детерминации для обоих показателей статистически незначимы.

Анализ зависимостей количества отложенной икры от площади локальных нерестилищ и их ПО за все годы наблюдений показывает разное каче-

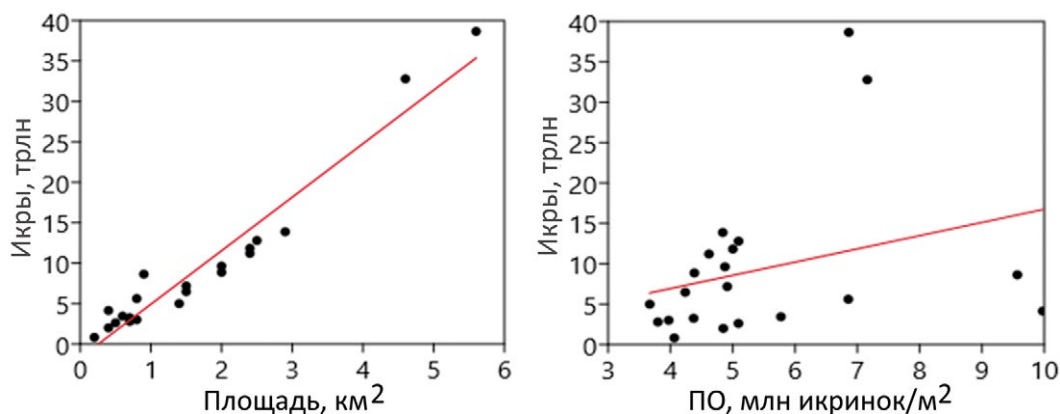


Рис. 4. Зависимости количества откладываемой икры от площади нерестилищ и средней ПО на них в 2020 г.

Fig. 4. Dependences of deposited herring roe quantity on the area of spawning grounds and the average roe density on them in 2020

Таблица 2. Межгодовая динамика параметров линейной регрессии площади нерестилищ и ПО

Table 2. Interannual dynamics of linear regression parameters of herring spawning ground area and roe density

Год	Зависимость площади нерестилищ от количества икры		Зависимость средней ПО от количества икры	
	α	R^2	α	R^2
2008	4,7	0,86	1,6	0,36
2009	5,3	0,96	1,4	0,07
2010	6,3	0,9	0,9	0,17
2011	4,6	0,96	0,44	0,25
2012	4,4	0,91	1,1	0,17
2013	4,6	0,92	1,43	0,37
2014	3,18	0,72	1,4	0,08
2015	4,2	0,98	1,4	0,55
2017	4,5	0,98	3,12	0,3
2018	4,9	0,99	4	0,38
2019	5,18	0,95	5,71	0,48
2020	6,3	0,9	0,9	0,17
Тест Вилкоксона, p	0,56	0,75	0,59	0,69
Коэф. вариации	17,8	8,1	79	55
Среднее \pm ст. ошибка	4,8\pm0,25	0,92\pm0,02	2\pm0,44	0,28\pm0,04

ство этих моделей (рис. 5). В отличие от ранее рассмотренных линейных, зависимость количества икры от площади локальных нерестилищ по многолетним данным (рис. 5, слева) приобретает степенной характер ($y = 0,41x^2 + 3,27x + 0,46$). Зависимость количества икры от площади локальных нерестилищ выражена очень сильно ($R^2 = 0,87$; $F = 1182,8$; $p < 0,0001$). Такая же зависимость от плотности (рис. 5, справа) тоже приобретает степенной характер ($y = -0,12x^2 + 2,47x - 3,87$), однако она, хотя и статистически значима, но выражена плохо и имеет малый коэффициент детерминации ($R^2 = 0,14$; $F = 28,7$; $p < 0,0001$). Инте-

ресна связь средней ПО локальных нерестилищ и их площади (рис. 5, в центре). Её уместно описать в виде линейной зависимости, рассмотрев параметры её регрессии ($\alpha = 0,22 \pm 0,08$, $R^2 = 0,02$, $p = 0,02$). Регрессия статистически значима, однако её угловой коэффициент мал: увеличение площади локального нерестилища на каждый квадратный километр даёт прирост средней ПО на 0,2 млн икринок/м² при среднемноголетней ПО, равной 4,17 млн икринок/м². Нерестилища малой площади отличаются широким размахом ПО (0,3–12 млн икринок/м²), в то время, как на больших нерестилищах этот показатель более стабилен

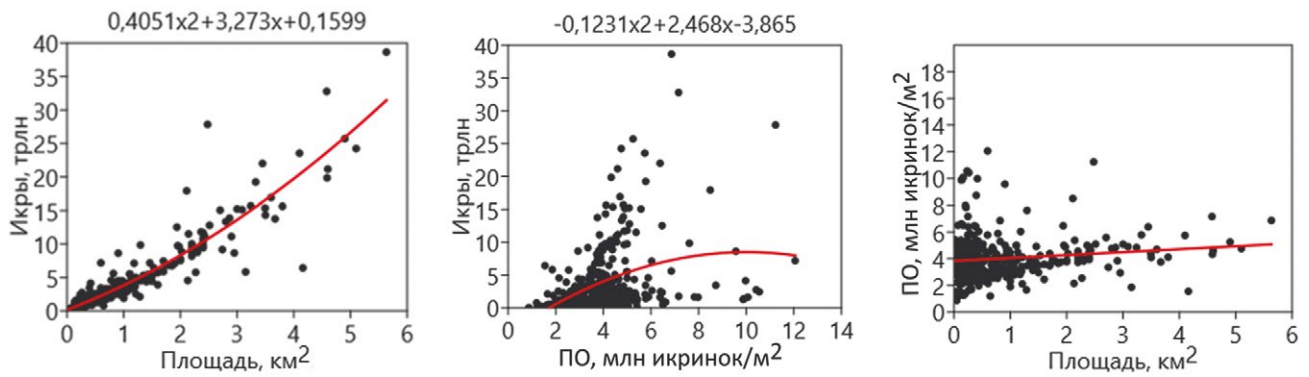


Рис. 5. Зависимости между количеством отложенной икры, площадью локальных нерестилищ и средней ПО на них по данным 2008–2020 гг.

Fig. 5. Dependencies between deposited herring roe quantity, the area of local spawning grounds and the average roe densities on them according to the 2008–2020 data

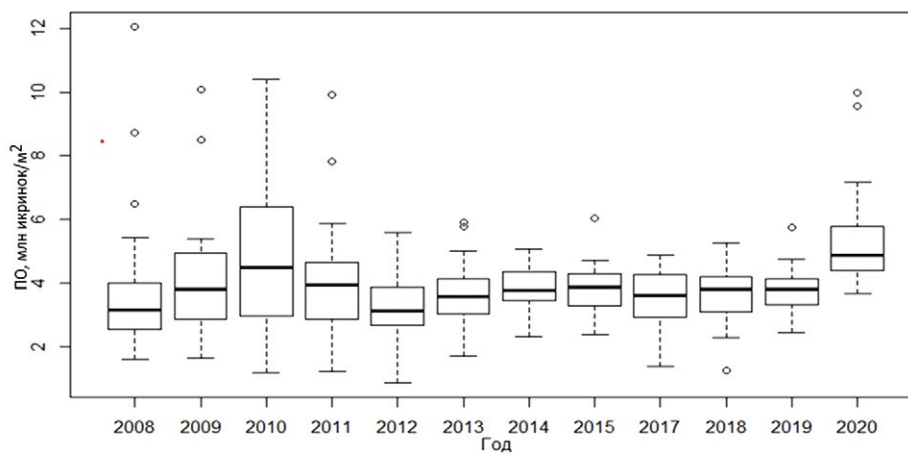


Рис. 6. Распределение ПО на всех локальных нерестилищах, учтенных в отдельные годы

Fig. 6. Distributions of roe density at all the local spawning grounds in different years

(2–7 млн икринок/м²). Коэффициент вариации ПО за годы наблюдений (14,1%) невелик.

Средняя ПО (5,66 млн икринок/м²) в сверхурожайном 2020 г. была на четверть выше среднегогодового значения (4,17 млн икринок/м²). Средние значения ПО в разные годы близки, однако распределения имеют значительное количество выбросов (рис. 6).

Результаты проверки распределения ПО локальных нерестилищ разных лет на наличие значимых различий с помощью множественного критерия Краскела-Уоллиса ($\chi^2 = 40,549$; $df = 11$; $p < 0,0001$) позволяют констатировать наличие статистически значимых различий между распределениями плотности в разные годы. Результаты теста Вилкоксона с поправкой Бонферони показывают, что они обусловлены распределением ПО сверхурожайного поколения ПО 2020 г. (табл. 3). После исключения данных 2020 г. результаты повторного сравнения с помощью множественного критерия Краскела-Уоллиса ($\chi^2 = 17,48$; $df = 10$; $p < 0,06$) подтверждают отсутствие статистически значимых различий в остальном массиве данных.

Аналогично, ПО на отдельных нерестилищах по данным 2008–2020 гг. варьируется в широких пределах довольно хаотично (рис. 7), при этом из всех показанных нерестилищ ПО значительно отличаются от генеральной совокупности только на трёх (у р. Лантарь, у м. Мусикан и в бух. Ларганда). Примечательно, что на крупнейших нерестилищах в зал. Алдома и губе Ейриной средние показатели ПО практически одинаковы.

Поскольку ПО слабо связана с другими параметрами, имеет смысл попытаться использовать другой показатель, который отражал бы количество отложенной на субстрат икры, например МДИ (%) на макрофитах. Целесообразно рассмотреть его динамику (рис. 8). Хорошо видно, что межгодовая динамика МДИ выражена слабо ($\alpha = 0,49 \pm 0,2$; $R^2 = 0,38$; $p = 0,03$). Тренд, хотя и статистически значим, но имеет низкий коэффициент детерминации. Величина углового коэффициента наклона линии регрессии мала и означает, что МДИ увеличивается менее, чем на 0,5% в год. Связь МДИ с количеством отложенной икры близка к статистически значимой, но также слаба ($\alpha = 0,04 \pm 0,02$;

Таблица 3. Результаты множественного сравнения распределений ПО за 12 лет с помощью теста Краскела-Уоллиса (поправка Бонферони: $p^* = 0,05 / 12 = 0,00417$)

Table 3. Results of multiple comparisons of the roe density distributions during 12 years using the Crusal-Wallis test (Bonferoni's correction: $p^* = 0.05 / 12 = 0.00417$)

Год	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2017	2018	2019	2020
Значение p	0,01638	0,87992	0,01538	0,96253	0,01223	0,13591	0,6996	0,79675	0,14144	0,28334	0,70632	0,00001

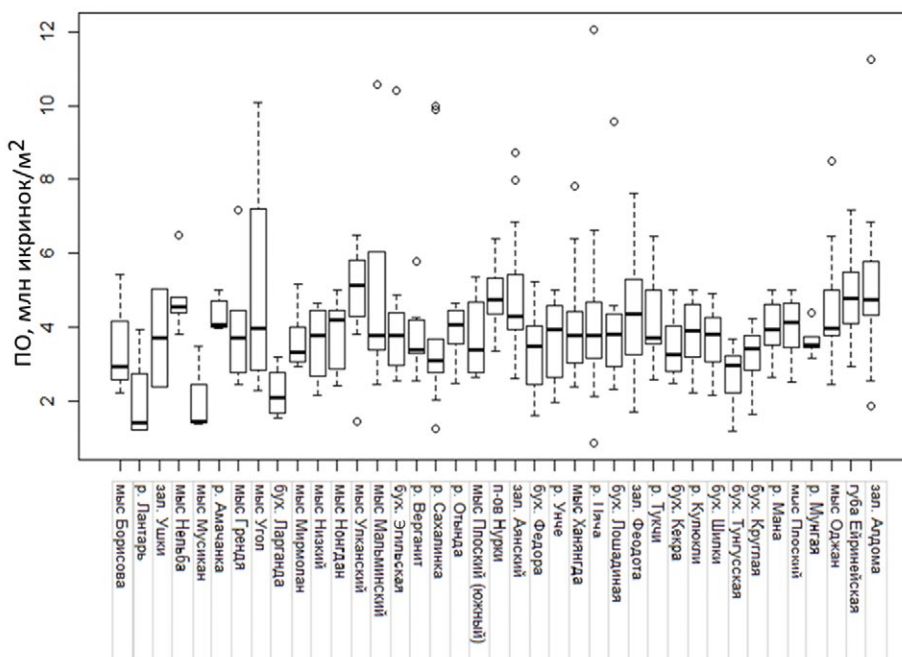


Рис. 7. Распределение ПО на основных нерестилищах по данным 2008-2020 гг.

Fig. 7. Distributions of roe density on local spawning grounds according to the 2008-2020 data

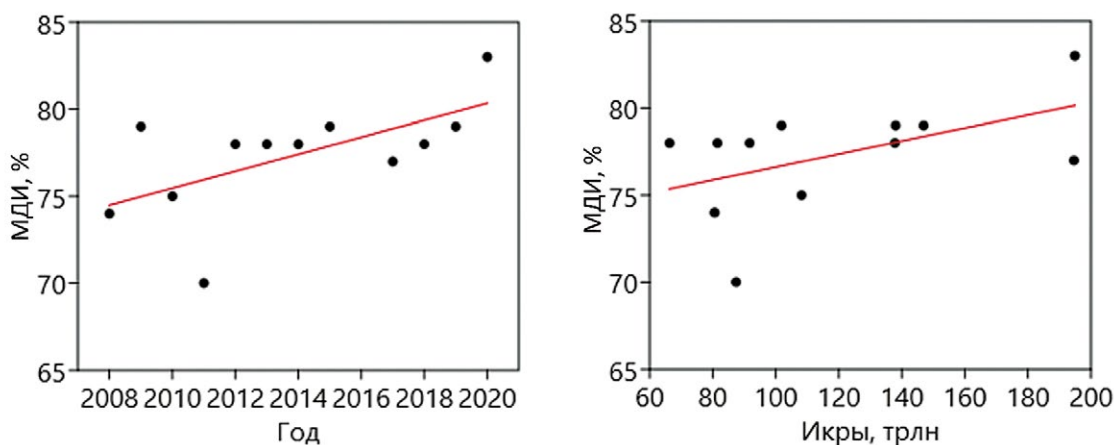


Рис. 8. Динамика среднесуточных значений МДИ на нерестилищах сельди

Fig. 8. Dynamics of average long-term roe mass fraction values on herring spawning grounds

$R^2 = 0,25$; $p = 0,09$). В 2020 г. средняя МДИ (83%) была на 6% выше среднесуточной (77%, соответственно). Коэффициент вариации МДИ за годы наблюдений (4,1%) был весьма низок.

Целесообразно рассмотреть распределение относительных показателей обикрения в пространстве.

Линии трендов этих показателей свидетельствуют о почти равномерном распределении их значений по глубине (рис. 9). Изменения ПО с глубиной в 2020 г. статистически незначимы ($\alpha = -0,22 \pm 0,14$; $R^2 = 0,008$; $p = 0,12$), а по многолетним данным ($\alpha = -0,06 \pm 0,03$; $R^2 = 0,001$; $p = 0,02$), хотя и статистически значимы,

но крайне невелики. Распределение МДИ с глубиной повторяет картину, выявленную для ПО: её средние значения почти не меняются с глубиной. В 2020 г. ($\alpha = -0,26 \pm 0,23$; $R^2 = 0,003$; $p = 0,25$) доля обыкрения менялась в среднем лишь на четверть процента с каждым метром глубины. По многолетним данным ($\alpha = -0,1 \pm 0,1$; $R^2 = 0,0003$; $p = 0,28$) изменения еще менее выражены: доля обыкрения снижается в среднем на 0,1% с каждым метром глубины. В обоих случаях изменения статистически незначимы.

Сами обыкренные субстраты находятся преимущественно на мелководьях (рис. 9): 73% проб обыкрения по данным 2020 г. и 79% проб по многолетним данным собраны с глубин не более 6 м. Наибольшее количество проб собраны с глубин 3–4 м.

Аналогичная картина наблюдается и в распределении этих показателей по географической широте. Их линии тренда располагаются почти параллельно оси x (рис. 10). В 2020 г. изменения значений ПО ($\alpha = -0,0005 \pm 0,22$; $R^2 < 0,0001$; $p = 0,99$) и МДИ ($\alpha = -0,5 \pm 0,28$; $R^2 = 0,05$; $p = 0,08$) по широте были статистически незначимы. Угловой коэффициент линии регрессии показывает, что ПО снижалась с каждым градусом широты на 500 икринок/м² при среднем значении 5,66 млн икринок/м², а МДИ – на 0,5%, при среднем значении 83,4%, соответственно. Эти за-

висимости по многолетним данным хотя и показывают статистическую значимость (ПО: $\alpha = -0,06 \pm 0,04$; $R^2 = 0,0006$; $p = 0,14$, МДИ: $\alpha = -0,47 \pm 0,11$; $R^2 = 0,002$; $p < 0,0001$), но имеют столь же пренебрежимо малую величину широтных изменений.

Результаты анализа взаимного вклада каждого показателя обыкрения (табл. 4) в их общую изменчивость следует истолковывать таким образом, что ключевое влияние на прочие факторы оказывает площадь нерестилищ, весьма умеренное – МДИ и пренебрежимо малое – ПО.

Таблица 4. Результаты анализа параметров обыкрения локальных нерестилищ по данным 2008–2020 гг. методом главных компонент

Table 4. Results of the PCA analysis of the herring roe quantity indices on local spawning grounds according to the 2008–2020 data

Главные компоненты	Собственное значение дисперсии	Объясняемый процент дисперсии
Площадь нерестилищ	56,2	86,4
МДИ	8,6	13,2
ПО	0,3	0,4

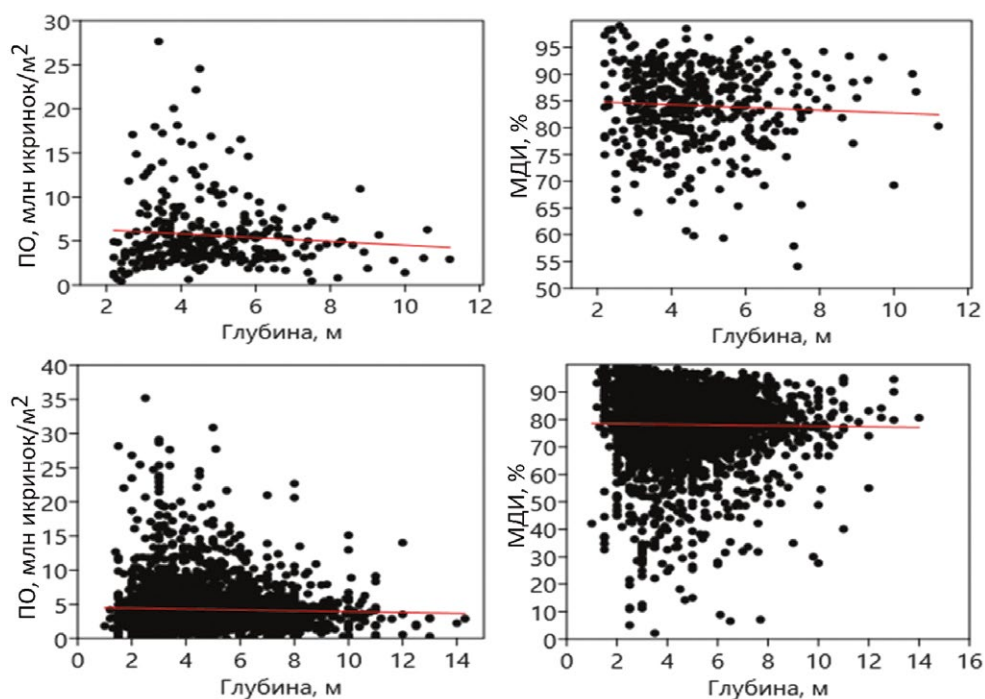


Рис. 9. Распределение показателей обыкрения на нерестилищах сельди по глубине. Вверху – по данным 2020 г., внизу – по данным 2008–2020 гг.

Fig. 9. Distribution of roe quantity indices in herring spawning grounds by depth. Above - according to the data 2020, below - according to the data 2008–2020

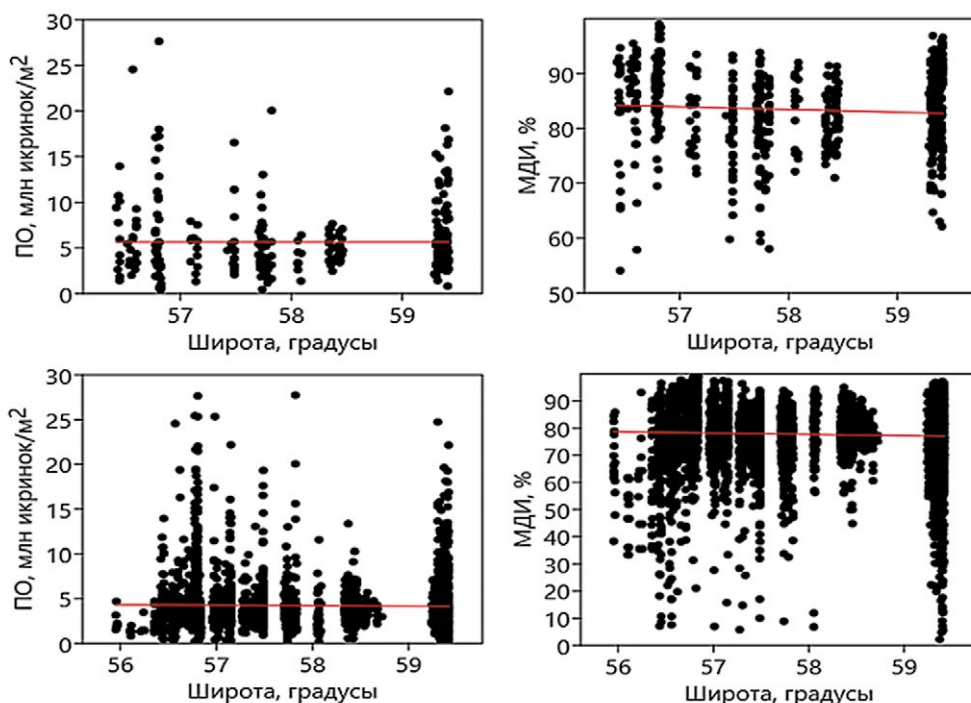


Рис. 10. Распределение показателей обыкрения на нерестилищах сельди по широте. Вверху – по данным 2020 г., внизу – по данным 2010–2020 гг.

Fig. 10. Distribution of roe quantity indices in herring spawning grounds by latitude. Above – according to the data 2020, below – according to the data 2010–2020

Далее, если количество отложенной икры зависит от площади нерестилищ столь сильно, как показано выше (см. выше, рис. 5 слева), есть смысл проверить, как результаты расчёта количества отложенной икры по уравнению зависимости от площади соотносятся с расчётами по классической методике икорных съёмки. В целом графики хорошо соответствуют друг другу (рис. 11). Средняя и максимальная величины разности составляют для расчёта по пло-

щади 11 и 22%, для расчёта по площади с поправкой на МДИ – 12 и 23%, а для расчёта по площади с поправкой на РО – 6 и 19%, соответственно. В абсолютных цифрах наиболее существенную разницу в расчётах показали результаты вычисленные стандартным методом и по площади в 2020 г.: расхождение составило 37 трлн икринок. Однако, в относительных показателях это расхождение равно 19% и не является максимальным.

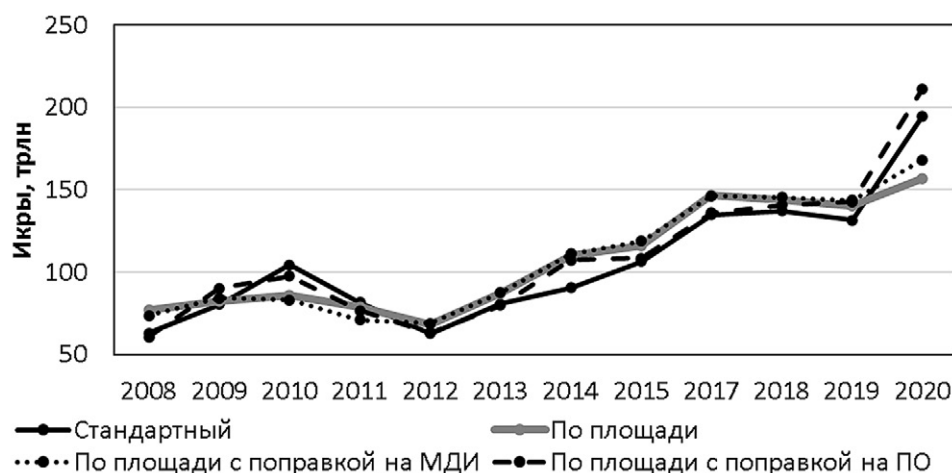


Рис. 11. Результаты расчёта разными способами количества отложенной на нерестилищах икры

Fig. 11. Results of calculation for deposited on spawning grounds herring roe quantity by different methods

Результаты расчётов стандартным методом весьма тесно коррелируют с результатами расчётов по площади ($r_s = 0,94$), по площади с поправкой на МДИ ($r_s = 0,9$) и площади с поправкой на ПО ($r_s = 0,94$). Уровень статистической значимости всех корреляций весьма высок ($p < 0,0001$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Предпринимая настоящее исследование, авторы выдвинули гипотезу о том, что если пояс донных макрофитов является основным нерестовым субстратом сельди, то количественные закономерности распределения обыврения в целом должны повторять те, что выявлены для пояса макрофитов, который имеет черты стабильности своих количественных показателей в пространстве и времени [Дуленин, 2015; 2016; 2017]. Иными словами, априори следовало полагать, что и обыврение должно относительно равномерно распределяться в пространстве (в широтном направлении и по глубине) и иметь черты стабильности во времени. Однако, первые проанализированные нами данные не соответствуют этой гипотезе (рис. 2): площадь нерестилищ и количество откладываемой на нерестилищах икры в последние десятилетия растут вместе с ростом ЧНЗ. При всем том стабильность во времени демонстрирует ПО, значительное превышение которого по сравнению со среднемноголетним отмечено только в сверхурожайном 2020 г.

Поскольку для расчёта количества икры и ЧНЗ стандартным методом используются два показателя: площадь нерестилищ и ПО, обсудим связь каждого из них с количеством икры и ЧНЗ по обобщённым данным съёмов разных лет, чтобы выяснить, какой из этих показателей лучше связан с количеством отложенной икры (рис. 3). Ранее Р.К. Фархутдинов⁵ указывал, что по данным 1968–2004 гг.: «Существует очень тесная зависимость плотности кладок икры от общего количества производителей. Связь между площадью нерестилищ и численностью родительского стада менее тесная ...». Позднее С.Д. Пономарев [2012] по данным, полученным уже включительно до 2011 г., показал наличие тесной связи площади нерестилищ и ЧНЗ. Очевидно, различия в оценке связи этих показателей обусловлены тем, что большая часть проанализированных Р.К. Фархутдиновым данных собрана в период депрессивного состояния популяции сельди (с 1970-х по начало 2000-х гг.), когда зависимость «ЧНЗ-площадь» была слабо выражена. Хорошую же связь между ПО и ЧНЗ, показанную Р.К. Фархутдино-

вым, следует объяснять тем, что по его наблюдениям: «при низкой численности наблюдается локализация подходов на отдельных нерестилищах, расположенных в основном в центре ареала».⁶ В холодные годы, когда нерестилища заняты льдом, сельдь вынуждена нереститься на свободные нерестилища в несколько подходов. Указанные особенности и обуславливают рост ПО в таких случаях. Однако С.Д. Пономарев проводил съёмки уже в период статистически значимого роста численности сельди и площади нерестилищ, что позволило ему более явно показать «площадную» зависимость. Кроме того, в XX веке площади определяли без использования спутниковой навигации, с весьма приблизительной точностью, что существенно ухудшало возможности оценки связи обсуждаемых показателей, а С.Д. Пономарев уже использовал как спутниковую навигацию, так и программные средства оконтуривания нерестилищ. В настоящее время площади определяют ещё более точно благодаря использованию подводной привязной видеотехники [Дуленин, Кудревский, 2019; Madsen, Wersal, 2017]. Далее, для картирования нерестилищ традиционно используют аэрофотосъёмку [Фархутдинов, 2007]. Её точность очень значительно повышается при использовании беспилотных летательных аппаратов (БПЛА), позволяющих получить геореферированные фотографии [Бузмаков и др., 2016]. Современные потребительские БПЛА позволяют обследовать участки протяжённостью до 5–10 км и площадью до 1–5 км² за каждый вылет [Дуленин и др., 2021], что соотносится с площадью крупных локальных нерестилищ. Это позволяет рассчитывать, что использование современных технических средств при проведении икорных съёмов позволит точнее оценивать площади нерестилищ и выявлять имеющиеся зависимости более чётко.

В связи с ростом ЧНЗ имеет смысл рассмотреть «площадные» и «плотностные» зависимости по данным, полученным к настоящему времени (рис. 3–5). Поскольку использованные нами данные свидетельствуют, что ЧНЗ и количество икры сильно связаны с общей площадью нерестилищ, это позволяет высказать предположение, что площадь нерестилищ можно саму по себе использовать для расчёта численности родительских поколений и количества отложенной икры. В то же время относительно постоянные среднемноголетние значения ПО (рис. 2), не имеют значимой связи с количеством икры и ЧНЗ (рис. 3–5), что снижает их ценность.

Логично предположить, что отмеченные закономерности будут выражены сильнее на множестве локальных нерестилищ. Это действительно так: при рас-

⁵ Фархутдинов Р.К. 2005. Экология воспроизводства, динамика численности и состояние запасов охотской сельди. Дисс. канд. биол. наук. Хабаровск: ХфТИНРО. С. 101.

⁶ Там же. С. 34.

смотрении локальных нерестилищ в отдельные годы (рис. 4, табл. 2) видно, что коэффициенты детерминации зависимости количества отложенной икры от площади нерестилищ всегда очень высоки, а от ПО — низки. Средняя величина коэффициента детерминации для «площадной» зависимости в 3 раза выше, чем для «плотностной». Кроме того, тот факт, что межгодовые изменения параметров линейной регрессии для «площадной» зависимости имеют малые значения коэффициента вариации, а для «плотностной» — большие, говорят о том, что характеристики первой зависимости относительно постоянны и составляют элементы стабильности экосистемы. Вероятно, они могут служить индикаторами условий нереста или качества съёмки. То есть, если угловой коэффициент наклона линии регрессии или коэффициент детерминации будут отличаться от среднего значения более, чем на коэффициент вариации, это должно давать повод более внимательно проанализировать результаты съёмки. В то же время параметры линейной регрессии зависимости «ПО-количество икры» из-за своей нестабильности для использования в качестве такого индикатора не годятся.

Стабильность во времени параметров линейной регрессии и высокие значения коэффициентов детерминации для зависимости «площадь-количество икры» дают основания объединить данные по локальным нерестилищам за все годы наблюдений, чтобы получить итоговую зависимость по многолетним данным (рис. 5, слева). Эта зависимость наиболее пригодна для расчёта количества отложенной икры на локальных нерестилищах. Её степенной характер довольно легко поддается биологическому истолкованию: наибольшее количество икры откладывается на самых крупных нерестилищах (зал. Алдома, Ейринейская губа). Эти нерестилища закрытого типа, где благодаря защите от штормов достигается большая эффективность нереста [Пономарев, 2012]. Статистическая значимость зависимости роста ПО на крупных нерестилищах (рис. 5, справа) подтверждает этот тезис. Однако величина углового коэффициента показывает, что при росте площади локальных нерестилищ на каждый квадратный километр ПО увеличивается в среднем лишь на 4,8%, что для практики несущественно. Весьма слабая зависимость количества икры от ПО на локальных нерестилищах по многолетним данным (рис. 5, в центре), обуславливающая количество отложенной икры лишь на 14%, показывает, что ею при расчётах вполне можно пренебречь. Тот факт, что показатели ПО разных лет и большинства нерестилищ близки (см. рис. 6, 7) и статистически значимо не отличаются (см.

табл. 3), позволяет принять среднее значение ПО за постоянную величину.

Итак, при современном состоянии популяции охотской сельди, количество откладываемой икры сказывается прежде всего на площади нерестилищ, тогда как средние величины ПО остаются относительно постоянными, оказываясь значимо выше только в сверхурожайные годы. Это должно означать, что вновь подходящая на нерест сельдь скорее осваивает незанятые нерестовые субстраты, чем нерестится на занятых. Такое предположение подтверждается наблюдениями М.Н. Белого [2013], по данным которого, сельди для нереста требуется непосредственный контакт с субстратом. Представляется, что подобное нерестовое поведение вполне объясняет механизм избегания занятых субстратов и выбора свободных. Это вполне биологически оправдано, поскольку излишнее увеличение плотности кладок ведёт к гибели нижних слоёв икры и снижению эффективности нереста [Пономарев, 2012]. При том, даже максимальная задействованная площадь нерестилищ (43 км² в 2015 г.) составляет лишь 55% от их потенциальной площади. Иными словами, в настоящее время сельдь не испытывает дефицита нерестовых субстратов (по крайней мере, если нерестилища не закрыты льдом).

Если рост количества отложенной икры ведёт прежде всего к увеличению площади задействованных нерестилищ, следует предполагать, что распределение относительных показателей обыкрения: ПО и МДИ в пространстве должно быть относительно стабильным. Действительно, Р.К. Фархутдинов отмечал, что: «При высокой численности стада заполнение всех нерестилищ равномерное»,⁷ хотя и не приводил их количественных характеристик. Такое наблюдение вполне подтверждается анализом как последних полученных, так и многолетних материалов (рис. 9, 10). Наиболее наглядный пример этого — практически одинаковые среднемноголетние ПО на крупнейших нерестилищах зал. Алдома и Ейринейской губы, находящихся в противоположных концах основной части нерестового ареала на расстоянии около 600 км друг от друга (рис. 7). Кроме того, полученные результаты подтверждают предположение, что характер пространственного распределения обыкрения в целом соответствует характеру распределения растительных субстратов [Пономарев, 2012], также относительно стабильному в пространстве. Более высокая частота нереста на малых глубинах также легко объяснима: приуроченность нерестилищ к мелководьям уже отмечали Л.А. Галкина [1960] и М.Н. Белый [2013], связывая её с лучшим прогревом вод на мелководьях.

⁷ Там же, с. 35.

дьях. Относительно постоянные средние значения ПО и МДИ на разных широтах означают равную общую интенсивность нереста на разных участках основной части нерестового ареала.

В целом, осмысливая закономерности, показанные Р.К. Фархутдиновым,⁸ С.Д. Пономаревым [2012] и нами, следует сделать вывод о том, что при тяжёлой ледовой обстановке, в условиях дефицита свободных ото льда нерестилищ, с увеличением численности подходов сельди закономерно растёт ПО. Однако в последние десятилетия, в связи с общей тенденцией к снижению ледовитости Охотского моря [Зуенко и др., 2018], ЧНЗ отражается прежде всего на площади нерестилищ, при этом обывание на нерестилищах распределяется относительно равномерно как по широтному градиенту (в разных частях нерестового ареала), так и по глубине.

Тестовые расчёты количества отложенной икры (рис. 11) разными способами весьма удовлетворительно подтверждают эту закономерность: расчёт по уравнению зависимости количества отложенной икры от площади локальных нерестилищ даёт хорошие результаты, мало отличающиеся от результатов применения классического метода. Несмотря на то, что по сверхурожайному 2020 г. расчёты по площади дают существенное расхождение со стандартными, однако в целом они показывают наиболее высокий коэффициент корреляции. Такой же коэффициент корреляции показывают расчёты с поправкой на ПО. Полученные данные показывают принципиальные возможности расчёта количества икры разными способами, которые могут быть полезны при вычислениях прогнозных показателей или для их тестирования. Ясно, что такие возможности должны быть проверены на практике, по результатам дальнейших икорных съёмок.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние десятилетия вместе с численностью родительских поколений сельди статистически значимо растут количество откладываемой на нерестилищах икры и площадь нерестилищ. Изменения количества отложенной сельдью на нерестилищах икры в настоящее время сказывается прежде всего на площади нерестилищ, во вторую очередь – на МДИ, откладываемой на растительность, и в последнюю очередь – на ПО. Коэффициенты детерминации зависимости количества икры на нерестилищах от их площади высоки и позволяют оценивать количество отложенной икры по площади нерестилищ. Величины ПО на современном этапе, в период тенденции к снижению ледовитости моря и высокой численности сельди, год от

года относительно постоянны и слабо связаны с количеством откладываемой икры. Средние значения ПО и МДИ мало изменяются с глубиной и широтой и весьма стабильны. Полученные результаты позволяют заключить, что в перспективе данные о количестве отложенной на естественных нерестилищах охотской популяции сельди икры можно получать по данным о площади этих нерестилищ. В ближайшие годы необходимо тестирование предложенных подходов и отработка методик уточнения оценки площади нерестилищ с использованием современных технических средств параллельно стандартным водолазным икорным съёмкам.

Благодарности

Авторы благодарят коллег по «ХабаровскНИРО» С.Д. Пономарева и А.С. Пономарева за предоставленные для анализа данные икорных съёмок и В.В. Свиридова за обработку картографических данных. Кроме того, авторы выражают свою искреннюю признательность рецензентам, замечания которых послужили более глубокому осмыслению полученных результатов.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

Соблюдение этических норм

Все применимые этические нормы соблюдены.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания «ХабаровскНИРО» по теме «Оценка состояния, распределения, численности и воспроизводства водных биоресурсов и среды их обитания»

ЛИТЕРАТУРА

- Белый М.Н.* 2008 а. Некоторые особенности использования нерестовых субстратов сельдью в северной части Охотского моря // Вопросы рыболовства. Т. 9. № 2 (34). С. 355–372.
- Белый М.Н.* 2008 б. Некоторые особенности распределения икры сельди на поверхности нерестовых субстратов // Известия ТИНРО. Т. 153. С. 243–253.
- Белый М.Н.* 2009. К методике проведения обследований нерестилищ сельди в северной части Охотского моря // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. Вып. 15. С. 50–61.
- Белый М.Н.* 2013. Водоросли-макрофиты северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата сельди. Магадан: Новая типография. 194 с.

⁸ Там же, с. 34–102.

- Бенко Ю.К., Богаткин Ю.Н., Фархутдинов Р.К. 1987. Биологические основы применения искусственных нерестилищ для воспроизводства охотской сельди // Биология моря. Т. 1. С. 56–61.
- Бузмаков А.С., Санников П.Ю., Андреев Д.Н. 2016. Подготовка и применение материалов аэрофотосъёмки для изучения лесов // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 18. № 2 (2). С. 313–316.
- Булгакова Т.И., Смирнов А.А. 2016. Сравнительный анализ методов оценки и прогнозирования состояния запасов сельди Охотского моря // Труды ВНИРО. Т. 163. С. 63–79.
- Вальтер Г. 1982. Общая геоботаника. М.: Мир, 261 с.
- Галкина Л.А. 1960. Размножение и развитие охотской сельди // Известия ТИНРО. Т. 46. С. 3–40.
- Дуленин А.А. 2015. Распределение сублиторальной растительности материкового побережья Охотского моря (в пределах Хабаровского края) // Известия ТИНРО. Т. 180. С. 107–127.
- Дуленин А.А. 2016. Оценка промысловых ресурсов и возможностей эксплуатации водорослевого пояса у материковых побережий Охотского моря в пределах Хабаровского края // Вестник КамчатГТУ. № 37. С. 39–49. DOI: 10.17217/2079–0333–2016–37–39–49
- Дуленин А.А. 2017. Некоторые методические проблемы водозапасных гидробиологических учётных съёмок и пути их разрешения // Известия ТИНРО. Т. 170. С. 231–244. DOI: 10.26428/1606–9919–2017–190–231–244
- Дуленин А.А., Дуленина П.А., Коцюк Д.В., Свиридов В.В. 2021. Опыт и перспективы использования малых беспилотных летательных аппаратов в морских прибрежных биологических исследованиях // Труды ВНИРО. Том 185. С. 134–151. DOI: 10.36038/2307–3497–2021–185–134–151
- Дуленин А.А., Кудревский О.А. 2019. Использование лёгкого телеуправляемого необитаемого подводного аппарата для морских прибрежных гидробиологических исследований // Вестник КамчатГТУ. Вып. 48. С. 6–18. DOI: 10.17217/2079–0333–2019–48–6–17
- Жирков А.И. при участии Азовского А.И., Максимовой О.В. 2010. Жизнь на дне. Био-география и био-экология бентоса. М.: Товарищество научных изданий КМК. 453 с.
- Зуенко Ю.И., Асеева Н.Л., Глебова С.Ю., Гостренко Л.М., Дубинина А.Ю., Дулепова Е.П., Золотов А.О., Лобода С.В., Лысенко А.В., Матвеев В.И., Муктепавел Л.С., Овсянников Е.Е., Фигуркин А.Л., Шатилина Т.А. 2019. Современные изменения в экосистеме Охотского моря (2008–2018 гг.) // Известия ТИНРО. Т. 197(2). С. 40. DOI 10.26428/1606–9919–2019–197–35–61
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. 2001. Современная наука о растительности. М.: Логос, 264 с.
- Пономарев С.Д. 2012. Развитие и выживаемость охотской сельди в период эмбриогенеза // Известия ТИНРО. Т. 171. С. 85–96.
- Суховеева М.В. 1976. Видовой состав и распределение макрочлеников в районах размножения сельди у северо-западного побережья Охотского моря // Известия ТИНРО. Т. 100. С. 144–149.
- Тюрнин Б.В. 1967. К методике оценки запасов охотской сельди // Труды ВНИРО. Т. 62. С. 129–139.
- Тюрнин Б.В. 1973. Нерестовый ареал охотской сельди // Известия ТИНРО. Т. 86. С. 12–21.
- Фархутдинов Р.К. 2005. Экология воспроизводства, динамика численности и состояние запасов охотской сельди. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Хабаровск: ХФТИНРО. 22 с.
- Фархутдинов Р.К. 2007. Динамика ледовитости и сроки нереста охотской сельди // Известия ТИНРО. Т. 150. С. 180–188.
- Hammer Ø. 2018. PAST: Paleontological statistics. Version 3.20. Reference manual. Oslo: Natural History Museum. Univ. of Oslo. 262 p.
- Madsen J.D., Wersal R.M. 2017. A review of aquatic plant monitoring and assessment methods // J. Aquat. Plant Manage. V. 55. P. 1–12.

REFERENCES

- Belyy M.N. 2008 a. Some features of the of herring spawning substrates use in the northern Sea of Okhotsk // Voprosy rybolovstva. V. 9. № 2 (34). P. 355–372. (In Russ.)
- Belyy M.N. 2008 b. Some features of the herring eggs distribution of on the surface of spawning substrata // Izvestiya TINRO. V. 153. P. 243–253. (In Russ.)
- Belyy M.N. 2009. To the methodology of surveying herring spawning grounds in the northern part of the Sea of Okhotsk // The researches of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean. V. 15. S. 50–61. (In Russ.)
- Belyy M.N. 2013. Algae-macrophytes in the northern part of the Sea of Okhotsk and their importance as a herring spawning substrata. Magadan: Novaya tipografiya. 194 p. (In Russ.)
- Benko Yu.K., Bogatkin Yu.N., Farkhutdinov R.K. 1987. Biological bases of the use of artificial spawning grounds for the Okhotsk herring reproduction // Biologiya morya. V. 1. P. 56–61. (In Russ.)
- Bulgakova T.I., Smirnov A.A. 2016. Comparative analysis of methods for assessing and predicting the state of herring stocks in the Sea of Okhotsk // Trudy VNIRO. V. 163. P. 63–79. (In Russ.)
- Buzmakov A.S., Sannikov P. Yu., Andreyev D.N. 2016. Preparation and application of aerial photography materials for the study of forests // Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN. V. 18. # 2 (2). P. 313–316. (In Russ.)
- Walter G. 1982. General Geobotany. Moscow: Mir. 261 p. (In Russ.)
- Galkina L.A. 1960. Reproduction and development of the Okhotsk herring // Izvestiya TINRO. V. 46. P. 3–40. (In Russ.)
- Dulenin A.A. 2015. Distribution of sublittoral vegetation at the continental coast of the Okhotsk Sea (within the limits of Khabarovsk Region) // Izvestiya TINRO. V. 180. P. 107–127. (In Russ.)
- Dulenin A.A. 2016. Evaluation of resources and use opportunities for algal belt of the sea of Okhotsk continental coast within Khabarovsk Krai // Vestnik KamchatGTU. V. 37. P. 39–49. DOI: 10.17217/2079–0333–2016–37–39–49. (In Russ.)
- Dulenin A.A. 2017. Some methodical problems of SCUBA hydrobiological accounting surveys and the ways of their resolution // Izvestiya TINRO. V. 170. P. 231–244. DOI: 10.26428/1606–9919–2017–190–231–244. (In Russ.)

- Dulenin A.A., Dulenina P.A., Kotsyuk D.V., Sviridov V.V.* 2021. Experience and perspectives of small unmanned aerial vehicles utilization in marine coastal biological surveys // *Trudy VNIRO*. V.185. P. 134–151. DOI: 10.36038/2307–3497–2021–185–134–151. (In Russ.)
- Dulenin A.A., Kudrevskiy O.A.* 2019. The use of lightweight remote operated vehicle for marine coastal hydrobiological investigations // *Vestnik KamchatGTU*. V. 48. P. 6–18. DOI: 10.17217/2079–0333–2019–48–6–17. (In Russ.)
- Zhirkov A.I.* with the participation of *Azovsky A.I., Maksimova O.V.* 2010. Life at the bottom. Bio-geography and bio-ecology of benthos. M.: Tovarishchestvo nauchnykh izdaniy KMK. 453 p. (In Russ.)
- Zuenko Yu.I., Aseeva N.L., Glebova S. Yu., Gostrenko L.M., Dubinina A. Yu., Dulepova E.P., Zolotov A.O., Loboda S.V., Lysenko A.V., Matveev V.I., Muktepavel L.S., Ovsyannikov E.E., Figurkin A.L., Shatilina T.A.* 2019 Recent changes in the Okhotsk Sea ecosystem (2008–2018) // *Izvestiya TINRO*. V. 197 (2). P. 35–61. DOI 10.26428/1606–9919–2019–197–35–61. (In Russ.)
- Mirkin B.M., Naumova L.G., Solomeshch A.I.* 2001. Modern Vegetation Science. M.: Logos, 264 s. M.: Logos, 264 p. (In Russ.)
- Ponomarev S.D.* 2012. Development and survival rate of pacific herring at the stage of embryogenesis // *Izvestiya TINRO*. V. 171. P. 85–96. (In Russ.)
- Sukhoveyeva M.V.* 1976. Species composition and distribution of macrophytes in herring breeding areas at the Sea of Okhotsk northwestern coast // *Izvestiya TINRO*. V. 100. P. 144–149. (In Russ.)
- Tyurnin B.V.* 1967. To the methodology for assessing stocks of Okhotsk herring // *Trudy VNIRO*. V. 62. P. 129–139. (In Russ.)
- Tyurnin B.V.* 1973. Spawning area of the Okhotsk herring // *Izvestiya TINRO*. V. 86. P. 12–21. (In Russ.)
- Farkhutdinov R.K.* 2005. Ecology of reproduction, population dynamics and state of the okhotsk herring stocks. Abstract of PhD in biology thesis. Khabarovsk: KhfTINRO. 22 p. (In Russ.)
- Farkhutdinov R.K.* 2007. Ice cover dynamics and timing of the okhotsk herring spawning // *Izvestiya TINRO*. V. 150. P. 180–188. (In Russ.)
- Hammer Ø.* PAST: Paleontological statistics. Version 3.20. Reference manual. 2018. Oslo: Natural History Museum. Univ. of Oslo. 262 p.
- Madsen J.D., Wersal R.M.* 2017. A review of aquatic plant monitoring and assessment methods // *J. Aquat. Plant Manage.* Vol. 55. P. 1–12.

Поступила в редакцию 09.03.2021 г.
Принята после рецензии 02.10.2021 г.