

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО ПО РЫБОЛОВСТВУ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

**THE FEDERAL AGENCY FOR FISHERIES
OF THE RUSSIAN FEDERATION**

**ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ УНИТАРНОЕ ПРЕДПРИЯТИЕ
«МАГАДАНСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА И ОКЕАНОГРАФИИ»
(ФГУП «МагаданНИРО»)**

**THE FEDERAL STATE UNITARY ENTERPRISE
«MAGADAN RESEARCH INSTITUTE
OF FISHERIES AND OCEANOGRAPHY»
(FGUP «MagadanNIRO»)**

А. А. СМИРНОВ

**БИОЛОГИЯ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ
ГИЖИГИНСКО-КАМЧАТСКОЙ СЕЛЬДИ**

A. A. SMIRNOV

**BIOLOGY, DISTRIBUTION AND STOCKS CONDITION
OF GIZHIGA-KAMCHATKA HERRING**



**МАГАДАН
2014**

УДК 597.553.1
ББК 28.693.32(255)
С506

Смирнов А.А.

С506 Биология, распределение и состояние запасов гижигинско-камчатской сельди : монография / А.А. Смирнов; отв. ред. В.В. Волобуев. – Магадан : СВГУ, 2014. – 170 с.

ISBN 978-5-91260-134-7

Монография написана по данным собственных наблюдений автора и многолетним материалам ФГУП «МагаданНИРО» за период 1978–2013 гг.

В ней детально рассмотрены история изучения и промысла, основные черты биологии, питание, паразитофауна, распределение и динамика численности гижигинско-камчатской сельди, обитающей в северо-восточной части Охотского моря. Показано влияние различных факторов среды на численность и биологические показатели этой популяции сельди, ее взаимосвязи с другими популяциями рыб. Анализируются перспективы дальнейшего освоения этого объекта промысла.

Книга предназначена для научных сотрудников, работников рыбного хозяйства и органов рыбоохраны, студентов-биологов.

УДК 597.553.1
ББК 28.693.32(255)

Ответственный редактор: В.В. Волобуев, кандидат биологических наук

Рецензент: А.М. Орлов, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник ФГУП «ВНИРО»

А.Н. Строганов, доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник МГУ,

Утверждено к печати Ученым советом ФГУП «МагаданНИРО».

ISBN 978-5-91260-134-7

© А.А. Смирнов, 2014
© Магаданский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии, 2014
© ФГУП «МагаданНИРО», 2014

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ	6
МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА.....	18
МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ЗАПАСА.....	23
ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АРЕАЛА.....	29
ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА СЕЛЬДИ В РАЗЛИЧНЫХ УЧАСТКАХ АРЕАЛА И СЕЗОННЫЕ МИГРАЦИИ	34
ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ НЕРЕСТОВОЙ ЧАСТИ ПОПУЛЯЦИИ	41
ДЛИНА ТЕЛА, ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ И ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ НЕРЕСТОВОЙ СЕЛЬДИ.....	46
МАССА ТЕЛА НЕРЕСТОВОЙ СЕЛЬДИ	59
ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ И ОСОБЕННОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА	66
СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ, ВОЗРАСТ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ.....	71
МАССА ГОНАД И ИХ АНОМАЛИИ	73
ПЛОДОВИТОСТЬ	76
ПИТАНИЕ	80
ПАРАЗИТОФАУНА	91
ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ ПОПУЛЯЦИИ	94
ПРОМЫСЕЛ ГИЖИГИНСКО-КАМЧАТСКОЙ СЕЛЬДИ И РЕКОМЕНДАЦИИ ПО РАЦИОНАЛЬНОЙ ЭКСПЛУАТАЦИИ ЕЕ ЗАПАСОВ.....	97
ЗАВИСИМОСТИ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ОТ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ	107
ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ПОПУЛЯЦИИ ОСНОВНЫХ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ И ВЗАИМОСВЯЗЬ ЭТИХ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЖДУ СОБОЙ.....	113
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	122
БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК.....	124
ПРИЛОЖЕНИЕ	157

ВВЕДЕНИЕ

Одним из наиболее высокопродуктивных районов Мирового океана, имеющим исключительное значение в отечественном рыбном промысле, является Охотское море. В северной части Охотского моря, в силу наличия комплекса экологических факторов и особенностей, основными морскими промысловыми видами являются пелагические рыбы – минтай и сельдь. В настоящее время запасы охотоморских сельдей – важнейшего элемента экосистемы – довольно высоки, хотя и уступают их историческому максимуму. В Охотском море обитают две крупные популяции тихоокеанской сельди, составляющие основу промысловых запасов, охотская и гижигинско-камчатская. Некоторые исследователи выделяют как самостоятельную популяцию и сельдь, обитающую в Тауйской губе (Безумов, 1959; Рыбникова, 1985; Смирнов, 2005г; Смирнов, 2008в; Кащенко, 2010).

Однако промысловые нагрузки на популяции сельди распределены неравномерно. Вторая по значимости популяция гижигинско-камчатской сельди, обитающая в северо-восточной части Охотского моря, в последние годы была малоиспользуемой единицей запаса, несмотря на то что современное состояние популяции позволяет без ущерба для воспроизводства добывать до 70–80 тыс. т. В немалой степени это вызвано и недостаточной изученностью объекта. В исторической ретроспективе наблюдались значительные флуктуации уровня запасов гижигинско-камчатской сельди, вплоть до депрессии численности. Для сохранения и рационального использования этого ценного промыслового ресурса необходимо тщательное изучение особенностей динамики численности, выяснение его современного статуса и роли в морской экосистеме, разработка действенных научных рекомендаций для обеспечения рациональной хозяйственной эксплуатации.

Впервые сельдь Гижигинского района Охотского моря описал В.К. Арсеньев (1925), который наблюдал массовый ход этой сельди весной 1921 г. Регулярное научное изучение гижигинско-камчатской сельди началось с 1950-х гг. А.Г. Кагановским и И.А. Полутовым (1950), И.А. Пискуновым (1954, 1955) и Л.А. Галкиной (1959а, 1961). В Магаданском отделении ТИНРО (далее – Мо ТИНРО) исследования этой сельди проводила Е.П. Правоторова (1963, 1965а, 1965б, 1983а).

Описание основных аспектов биологии гижигинско-камчатской сельди в период 1969–1976 гг. вошло составной частью в монографию Н.И. Науменко (2001), посвященную биологии и промыслу морских сельдей Дальнего Востока. Последующие публикации зачастую затрагивали лишь отдельные вопросы ее биологии и промысла. Некоторые стороны жизненного цикла гижигинско-камчатской сельди остались слабоизученными, либо публикаций по ним в последние десятилетия не было.

Следует отметить, что в связи с относительно слабым антропогенным воздействием на популяцию, гижигинско-камчатская сельдь в научном плане может служить модельным объектом, на котором можно выявить основные закономерности экологии и формирования численности тихоокеанской сельди под влиянием различных факторов окружающей среды.

Изучение влияния глобальных и локальных экологических факторов среды на популяцию гижигинско-камчатской сельди, анализ динамики ее состояния, а также выяснение четких критериев отличия гижигинско-камчатской сельди от других сельдей, имеет важное практическое значение. Установление закономерностей формирования поколений в различные периоды солнечной активности, мониторинг гидрологических условий и экологической обстановки в конкретные годы дают возможность подготавливать рекомендации для рациональной эксплуатации, корректировать годовой допустимый улов и рекомендовать объемы промыслового изъятия гижигинско-камчатской сельди.

Несомненно, интерес рыбопромышленных организаций к такому ценному объекту промысла, как гижигинско-камчатская сельдь, непременно возрастет. Поэтому в целях более полного освоения объемов возможного вылова необходимо проанализировать материалы последних десятилетий и подготовить рекомендации для рациональной эксплуатации этой популяции.

В настоящей работе обобщена обширная информация о различных сторонах жизненного цикла гижигинско-камчатской сельди, собранная и частично опубликованная автором в виде 87 научных работ за 28 лет наблюдений (с 1986 по 2013 г.), а также сотрудниками лаборатории морских промысловых рыб (ранее – промысловой ихтиологии) Магаданского НИИ рыбного хозяйства и океанографии (до 2001 г. – Магаданское отделение ТИНРО (Мо ТИНРО)) с 1978 по 1985 г.

Автор выражает глубокую благодарность Е.П. Правоторовой за переданные знания и обучение методам работы.

Значительное содействие в освоении компьютерных программ и статистической обработке многолетних данных оказал С.Л. Марченко.

Промысловая статистика была любезно предоставлена сотрудниками морского отдела ФГБУ «Охотскрыбвод»: Е.Ф. Бажан, А.А. Ищенко, Ю.В. Омельченко, С.Ю. Прокопьевой, В.А. Спиридоновым, М.В. Комаровым, А.А. Ткаченко и др.

Активное участие в сборе и обработке данных принимали: М.Н. Баканова, П.О. Батов, А.Г. Григоров, В.В. Горбачев, К.С. Дурнева, Е.Я. Елкин, Н.П. Елкина, И.В. Елохин, Л.А. Злуницына, А.И. Каика, Е.В. Кащенко, А.М. Кротова, Т.Ю. Меркулов, Е.А. Метелев, Ю.К. Семенов, А.С. Сергеев, А.В. Сырников, П.Б. Шапиро, С.Ю. Шершенков, Д.Ю. Чернышев, Т.М. Костенко, И.Д. Митрофанов, И.С. Приходько, С.М. Рубенкова.

Существенную помощь в первичной обработке материалов и подготовке иллюстраций оказали О.В. Васильева, А.В. Вакатов, П.В. Григорьев.

Ценные советы при публикации отдельных положений настоящей работы в виде статей высказали автору М.Н. Белый, В.В. Волобуев, В.Д. Жарникова, А.М. Панфилов, О.В. Прикоки, Ф.А. Бурлак (ФГУП «МагаданНИРО»), И.А. Черешнев (ИБПС ДВО РАН), Г.В. Авдеев, Н.Л. Асеева, А.А. Байталюк, И.В. Мельников, С.В. Лобода, А.В. Смирнов (ФГУП «ТИНРО-Центр»), А.А. Бонк, Н.И. Науменко, И.К. Трофимов (ФГУП «КамчатНИРО»), Э.Р. Ившина (СахНИРО), Г.А. Богданов, О.А. Булатов, А.М. Орлов (ФГУП «ВНИРО»), А.М. Строганов, А.В. Семенова (МГУ).

Всем вышеуказанным коллегам автор выражает глубокую благодарность.

Автор благодарен за помощь в работах по авиаучету сельди пилотам Г.С. Желнину, А.Е. Кацибану, В.А. Бухонину, В.А. Гребенюку.

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ

История изучения ихтиофауны дальневосточных морей России, в том числе и Охотского, неразрывно связана с описаниями отечественных путешественников-натуралистов, исследователей природы этих морей. Этот период начинается с экспедиций В. Беринга (1729–1742). Первое подробное описание рыбного населения Восточных морей приводится в книге «Описание земли Камчатки...», написанной в 1755 г. С.П. Крашенинниковым (1949). Среди упоминаемых им различных рыб присутствует и сельдь, которая причислялась С.П. Крашенинниковым к тому же виду, что и атлантическая. Это мнение автора подкреплялось ссылкой на точку зрения Г.В. Стеллера. С.П. Крашенинников был первым российским ученым, наблюдавшим массовый ход сельди на нерест в устьях рек бассейна Охотского моря.

В дальнейшем, до конца XIX века, сведения по сельдям Охотского моря, в том числе и гижигинско-камчатской, были отрывочны и ограничивались работами, основывавшимися на описаниях отдельных коллекций, собранных в ходе экспедиций в разных районах Охотского моря (Смирнов, 2009d).

Промысловое освоение Дальневосточного края началось в XVII в., однако до второй половины XIX в. тихоокеанская сельдь не входила в состав объектов, используемых промыслом в значительной степени, несмотря на то что массовость ее скоплений на мелководьях, в устьях рек и лагунах, отмечавшаяся разными исследователями, была просто поразительна. Так, во время «рунного хода» нерестовой сельди передвижение лодок делалось практически невозможным (Слюнин, 1908).

В.К. Арсеньев (1925) наблюдал массовый ход нерестовой сельди весной 1921 г. Он описывал, как между реками Широкой и Товатомой (Гижигинский район Охотского моря) во время шторма 13–20 мая было выброшено так много сельди, что вперемешку с морской травой она образовывала завалы, в которых лошадь вязла по колено. Разложение этой рыбы заразило зловонием воздух на несколько миль вокруг. Этот автор оценивал запасы сельди как очень значительные, и их освоение было делом времени.

В Охотском море промышленный лов сельди до конца 1920–1930-х гг. практически отсутствовал. Товарный вылов нерестовой сельди был начат в Пенжинском заливе Охотского моря в 1937 г. (Кагановский, Полутов, 1950).

Тихоокеанскую сельдь в настоящее время относят к номинативному подвиду восточной или малопозвонковой сельди – *Clupea pallasii pallasii Valenciennes* (Андряшев, Чернова, 1994). Она распространена по азиатскому побережью от Корейского полуострова до устья р. Лены, также обитает по североамериканскому побережью (Никольский, 1971). Малопозвонковые сельди отличаются от многопозвонковых, относящихся к виду *Clupea harengus L.*, не только морфологически (Шмидт, 1905) и кариологически (Лайус, 1994), но и биологическими особенностями. Важен и характер миграционной активности. Малопозвонковые сельди не осуществляют крупномасштабных перемещений и в течение жизни обитают в пределах верхней зоны континентального шельфа. С этим связано существование достаточно изолированных группировок – локальных стад. Размножение этого подвида происходит в прибрежье, причем в качестве субстрата наиболее часто используется растительность. У многопозвонковой сельди воспроизводство происходит на значительном удалении от берега, а икра откладывается на камни или ракушечник (Амброз, 1931; Шмидт, 1935; Панин, 1950; Фролов, 1950; Пискунов, 1952a, 1954; Андреев, 1968; Никольский, 1971 и др.). По мнению А.Н. Световидова (1949, 1952a) и Ю.Ю. Марти (1966), биологические особенности восточной или малопозвонковой сельди связаны с ее происхождением. Считается, что центром возникновения сельдевых, как и тресковых, является Атлантический океан. Малопозвонковая сельдь как подвид с указанными выше биологическими особенностями произошла позднее в результате приспособления к суровым арктическим условиям. С этим связан переход сельди из океанической воды в солоноватую, т. е. на мелководья. Позднее, во время очередной трансгрессии, она попала в Тихий океан.

С обитанием в опресненном прибрежье Арктических морей связано то, что тихоокеанская сельдь исходно тяготеет к опресненным участкам при размножении и зимовке, а икрометание в условиях более соленых вод вторично (Фролов, 1964, 1968). В дальнейшем, при перемещении малоопозвонокковых сельдей на юг, они стали приобретать и другие черты многоопозвонокковых. Так, сельдь наиболее южного сахалино-хоккайдского стада в течение жизненного цикла может совершать значительные перемещения с использованием теплых течений, что характерно для атлантической сельди (Шмидт, 1935; Пробатов, Дарда, 1957; Дружинин, 1959).

После предположения П.Ю. Шмидта (1905, 1935) о сложности внутривидовой структуры тихоокеанской сельди ряд исследователей попытались выделить эти группировки на основе изучения взрослых особей сначала нерестовых, а затем и нагульных скоплений. Было показано, что структура вида тихоокеанского и других подвидов восточной сельди заключается в существовании достаточно изолированных локальных стад, обитающих и нерестующих в ограниченных районах (Дмитриев, 1946; Фролов, 1964, 1968; Никольский, 1971; Наймарк, 1992; Лапшин, Похилук, 1993; Наймарк, Фролов, 1993, и др.).

Э. Майр (1974) определяет локальную популяцию как сообщество способных к скрещиванию особей, обитающих в определенной местности. Вид во времени и пространстве состоит из множества локальных популяций, каждая из которых взаимосвязана и интерградирует с другими.

Согласно другим представлениям, локальные популяции – это разновозрастные самовоспроизводящиеся группировки особей вида, связанные общностью происхождения в одном репродуктивном биотопе и имеющие определенные места нагула и зимовки (Поддубный, 1971; Поддубный, Халько, 1990). Каждая популяция сельди имеет свою нерестовую и нагульную части ареала и различается морфологически, что обусловлено неоднородностью условий воспроизводства и среды обитания в разных географических районах.

В.Н. Иванков (1997) считает, что элементарные популяции – это временные, внутривозрастные группировки, которые не могут считаться постоянными, стабильными внутривидовыми образованиями. Этот автор называет крупные локальные популяции стадами. По его мнению, локальное стадо – это репродуктивно изолированная, самовоспроизводящаяся группировка, которая представляет собой единицу запаса и характеризуется целым рядом признаков, биологических особенностей, в том числе определенным типом динамики численности.

Каждое локальное стадо сельди имеет свои нерестовые и нагульные части ареала и различается морфологически, что обусловлено неоднородностью условий обитания в разных районах. Например, М. Армстронг и С. Кадрин (Armstrong, Cadrin, 2001) сравнили морфотипы сельди северо-восточного побережья США и банки Джорджес и выяснили, что основные отличия между ними наблюдались в высоте тела. Наиболее сильно различаются морские и озерные сельди, обитающие в различных по солености и температурным условиям биотопах (Панин, 1950; Фролов, 1950, 1964, 1968; Пробатов, Фролов, 1951). С помощью многомерного анализа морфометрических индексов подтверждены данные о наличии не менее трех локальных стад сельди в водах Сахалина (Картавцев и др., 2008).

Тем не менее морфологических особенностей при выделении различных локальных стад часто оказывается недостаточно. Дополнительно дифференциация стад проводится по комплексу биологических признаков, из которых наиболее существенны: длина тела, возрастной состав, скорость роста и созревания, сроки икрометания (Дмитриев, 1946).

Изоляция отдельных локальных стад достаточно условна. На границах их областей обитания взрослые особи и молодь разных стад могут нагуливаться вместе в одном районе (Смирнов, 2008; Groger, Grohsler, 2001; Smirnov, 2001). При этом, по мнению некоторых авторов, возможно даже использование одних нерестилищ особями разных стад. Относительная изоляция разных стад в этом случае достигается за счет расхождения по срокам икрометания (Пробатов, Дарда, 1957; Дружинин, 1959; Андреев, 1968).

Согласно современным представлениям о популяционной структуре тихоокеанского под-вида сельди, в Охотском море обитают представители трех основных локальных морских стад (Шунтов, 1985; Науменко, 2000).

На юге (побережье Сахалина) находится северный район нереста самой мощной в прошлом по численности сельди Тихого океана – сахалино-хоккайдской. Сейчас она находится в глубокой депрессии. Нагул взрослых особей и большей части молоди этой группировки проходит в юго-западной части Охотского моря (Пушникова, 1994а).

В северо-западной части Охотского моря обитает охотская сельдь. Ее воспроизводство приурочено к широкому району нереста: от мыса Борисова на западе до Тауйской губы на севере (Тюрнин, 1975; Науменко, 2001). Кроме того, некоторые исследователи выделяют в самостоятельное стадо тауйскую сельдь (Безумов, 1959; Рыбникова, 1985, 1999; Кашенко, 2010).

Нерестилища гижигинско-камчатской сельди находятся на побережье северо-восточной части моря: основные участки расположены в Гижигинской губе, локальные – по берегам Западной Камчатки (Правоторова, 1965а; Смирнов, 2009г).

Нагул охотской, тауйской и гижигинско-камчатской сельди происходит в северной части моря, где в отдельные периоды в локальных районах они образуют смешанные скопления (Мельников, 2002; Семенистых, Смирнов, 2002; Чернышев и др., 2002).

Таким образом, из крупных популяций только охотская и гижигинско-камчатская сельди обитают исключительно в Охотском море (Дружинин, 1959; Качина, 1974; Душкина, 1988).

Исследования водных гидробионтов, в частности, рыб, традиционно направлены на изучение отдельных видов, имеющих промышленную ценность. Однако конкретный вид не существует изолированно от других, поэтому в последние годы все в большей степени рассматриваются синэкологические взаимоотношения различных видов между собой (Smirnov, Panfilov, 2001; Smirnov et al., 2004; Карасева и др., 2010; Карпенко, Бонк, 2010; Smirnov, 2012), в том числе и в связи с перспективами многовидового промысла (Смирнов, Семенов, 2012ж; Прикоки, Смирнов, 2013). Для Берингова моря показано, что рост запасов сельди вероятен только при понижении запасов минтая, а биомассы трески и минтая изменяются синфазно (Балыкин, Золотов, 2010).

На начальном этапе освоения запасов сельди велся облов наиболее доступных для этого нерестовых скоплений с помощью ставных и закидных неводов, а в ряде случаев и ставных сетей. Поэтому традиционными направлениями исследования сельдей Охотского и Японского морей, а также Татарского пролива, стало изучение биологических показателей их нерестовых скоплений (Пискунов, 1952б; Правоторова, 1965а; Тюрнин, 1965б, 1973а, б, 1975; Пушникова, 1985; Науменко, 1998; Пушникова, Ившина, 1998; и др.). Помимо этого, активно проводилось исследование экологии размножения, раннего онтогенеза и факторов, влияющих на эти процессы (Гриценко, Шилин, 1979; Бобров, 1982; Бобров, Жарникова, 1982; Пушникова и др., 1984).

Для сельдей одним из основных факторов, определяющих сроки массового подхода на икрометание и размерные особенности подходящих к берегу производителей, является температура воды. Можно отметить широкий диапазон температур икрометания не только для разных стад, но и для каждого из них, хотя основной нерест проходит в довольно узких температурных границах. В данном случае температура является сигнальным фактором, определяющим степень готовности организма рыбы к икрометанию и наличие необходимых для этого внешних условий (Никольский, 1974).

Сельдь Охотского моря начинает нереститься при 2–4 °С, а заканчивает при 8–12 °С. Температура воды в рассматриваемом районе, в частности, зависит от циклических колебаний солнечной активности, которые на общем уровне определяют черты солярного климата Земли (Ржонсницкий, 1978; МакКормак, Селиги, 1982).

В первую очередь на нерестилища подходят более крупные особи, половые продукты которых созревают раньше. При этом особи разной величины нерестятся на различной глубине (Амброз, 1930, 1931; Кагановский, Полутов, 1950; Панин, 1950; Пискунов, 1952б, 1954).

В отношении солености в период икрометания сельдь можно отнести к эвригалинным видам, поскольку производители могут заходить в опресненные русла рек и эстуарии, преодолевая значительные колебания солености. По данным К.И. Панина (1950), полученным для сельди Берингова моря, некоторое опреснение необходимо для нормального развития икры.

Первые сведения о нерестилищах тихоокеанской сельди Охотского моря приводятся еще в обзорах М.Н. Павленко (1914), В.К. Арсеньева (1925), А.И. Амброза (1931) и П.Ю. Шмидта (1935). В ряде статей имеются отдельные замечания по нерестилищам (Аюшин, 1947; Кагановский, Полутов, 1950; Панин, 1950; Пискунов, 1954). Дальнейшие работы в этом направлении посвящены уже более детальному анализу нерестилищ сахалино-хоккайдской (Фридлянд, 1951; Ившина, 1998), охотской и гижигинско-камчатской сельдей (Галкина, 1959а, 1960, 1961; Правоторова, 1965а; Тюрнин, 1965б; Вышегородцев, 1994а). Нерестилища сельди расположены в прибрежье, где раньше всего начинается прогрев воды. В.Г. Прохоров (1967б) выделил три типа нерестилищ по условиям развития икры и ранней молодежи: лагунные, береговые закрытые и береговые открытые (морские).

Лагунные нерестилища характеризуются резкими колебаниями уровня воды и, как следствие этого, подвергаются сравнительно длительным периодическим обсыханиям (заливы, губы). В районе закрытых нерестилищ колебания уровня воды менее выражены, во время отлива часть растительности остается под водой (бухты). Береговые открытые (морские) нерестилища характеризуются тем, что в период отливов значительная часть их не осушается, однако из-за незащищенности от штормовой деятельности наблюдается большая гибель икры в результате ее выбросов на берег. Наиболее высока выживаемость сельдевой икры в лагунах.

Использование различных типов нерестилищ зависит от условий года (ледовый режим, годовой сток и т. д.). Нерестилища гижигинско-камчатской сельди относятся ко второму и третьему типам. Основной субстрат для икрометания тихоокеанской сельди – макрофиты (фукусы, ламинарии и др.). Наиболее оптимальны в этом отношении водоросли с разветвленным слоевищем (Фридлянд, 1951; Суховеева, 1976; Белый, 2008а).

При отсутствии растительности используются камни и галька (Пискунов, 1954; Душкина, 1988). Икра может быть отложена рассеянно или в виде плотных кладок до 2–3 и даже 5–7 см толщиной. Количество и плотность отложенной икры зависят от численности нерестующих рыб, а также от гидрометеорологических условий и могут сильно варьировать в разные годы (Душкина, 1988). Максимальная плотность кладок икры может достигать огромных величин, и в северной части Охотского моря этот показатель доходит до 5 млн. икринок на 1 м² (Галкина, 1959а).

В рамках изучения раннего онтогенеза и экологии размножения сельди проводился анализ влияния различных факторов среды на ее выживаемость (Поплаухин, Бобров, 1975). Их роль неодинакова для сельдей разных районов Охотского (Галкина, 1961) и Берингова (Прохоров, 1967а) морей. Среди этих факторов можно выделить абиотические, биотические и антропогенные. Эколого-эмбриологический подход в изучении сельди, т. е. рассмотрение морфологии и функциональных характеристик эмбрионов в зависимости от условий среды в прижизненном состоянии, был впервые применен С.Г. Крыжановским (1956).

Определяющее значение на характер воздействия различных факторов имеет период развития, на котором находится организм, поскольку в процессе развития экология молодежи может меняться коренным образом (Расс, 1957). Молодь рыб в своем развитии проходит ряд этапов, каждый из которых характеризуется специфическим строением, биологией и физиологией, отражающих специфику отношений со средой. При переходе с одного этапа

на другой происходит качественный скачок на новый уровень отношений в системе «организм-среда», что находит свое отражение в изменении морфологии и физиологии (Васнецов, 1953).

Этапность развития молоди сельди обуславливает наличие критических периодов онтогенеза, когда смертность увеличивается скачкообразно вследствие отсутствия необходимых условий для дальнейшего развития и в результате реализации накопленных морфофизиологических дефектов. Такой скачкообразный рост смертности наиболее характерен на этапах раннего онтогенеза, особенно в начале функционирования органов и их систем. Критические периоды являются не индивидуальным свойством, а популяционным, так как молодь, развившаяся из качественных половых продуктов от хороших производителей и при благоприятных условиях среды, не испытывает такого скачкообразного роста смертности (Владимиров, 1975).

Ведущими факторами, которые могут вызвать массовую гибель рыб на стадии икринки и свободного эмбриона, являются абиотические условия и хищники, у свободно плавающей личинки – обеспеченность пищей и абиотические условия, а хищники – в меньшей степени. С ростом рыб хищники, как правило, играют все меньшую роль в динамике численности популяций и стад рыб (Никольский, 1965; Крогиус, 1975; Walter, Juanes, 1993).

Поскольку развитие икры сельди происходит в достаточно суровых условиях побережья, подвергающегося механическому воздействию льдов, волнению и периодическим обсыханиям в отлив, со значительными колебаниями солености, роль абиотических условий наиболее значительна. Роль хищников, в качестве которых могут выступать различные рыбы и беспозвоночные, в таких условиях невелика (Клиот, 1955). По данным Л.А. Галкиной (1961), в северной части Охотского моря рыбы и беспозвоночные уничтожают не более 1–3 % икры сельди. Л.А. Зеленская (2008) пишет, что типичным видом корма тихоокеанской чайки в северном Охотоморье является икра сельди, а ее доля в питании чаек в разные годы варьирует от 6 до 31 %. Питание чаек икрой сельди также отмечено на нерестилищах корфо-карагинской сельди в западной части Берингова моря (Бонк, 2004а). На лагунных нерестилищах этой сельди основной причиной гибели икры является хищничество (выедание чайками и звездчатой камбалой), на нерестилищах берегового типа главная причина смертности – волновая деятельность (Бонк, 2004б). Хищничество на ранних онтогенетических стадиях может быть одним из важных факторов, влияющих на эффективность нереста и в итоге на репродуктивный успех пополнения (Карасева и др., 2010).

Б. Норкросс и Е. Браун (Norkross, Brown, 2001) считают, что на выживаемость отложенной икры сельди зал. Принца Вильяма на Аляске воздействуют: хищничество птиц, волнение, шторма (приводящие к выбросам), дегидратация, снижение концентрации кислорода. Развивающаяся икра устойчива к резким изменениям солености от океанической до пресной. Есть мнение, что при полном опреснении развитие икры прекращается (Амброс, 1930, 1931). Однако, по наблюдениям И.А. Пискунова (1954), у гижигинско-камчатской сельди диапазон солености при развитии икры варьировал от совершенно пресной воды до 24,07 ‰, причем икра развивалась нормально. Устойчивость к солености, как и к другим факторам среды, меняется в зависимости от стадии развития. Наиболее уязвимы моменты оплодотворения и выклева (Галкина, 1957). И.Г. Фридлянд (1951) оценивает стадию формирования эмбриона как наиболее критическую в период инкубации по отношению к внешним воздействиям. Икра подвергается значительному осушению в момент отлива. При этом на солнце гибнет верхний слой икры, тогда как между камнями и под водорослями икра переживает обсыхание в несколько часов без заметного вреда. Наиболее значительный урон, до полной гибели икры, вызывает осушение кладок, расположенных наиболее близко к урезу воды (Пискунов, 1954).

Понижение температуры воды, придавливание икры и личинок льдом во время больших отливов и морских волнений снижают выживаемость и численность формирующегося поколения (Тюрнин, 1975; Фархутдинов, 2005б; Панфилов, 2009).

Роль механического воздействия наиболее высока на открытых нерестилищах, когда на берег штормами выбрасывается икра вместе с субстратом. Механическое воздействие ведет к увеличению численности уродств среди молоди (Шмидт, 1935; Галкина, 1961; Прохоров, 1967*б*). Дж. Швайгерт и С. Хейгел (Schweigert, Haegele, 2001) на примере тихоокеанской сельди из районов пролива Джорджия и о. Ванкувер показали, что выживаемость икры сельди зависит от нерестового субстрата и глубины залегания ее кладок.

Изучалось влияние промысла как основного фактора антропогенного воздействия на состояние запасов и структуру популяций (Козлов, Фролов, 1973; Тюрнин, 1980; Науменко, 2011).

Помимо вылова производителей, к факторам антропогенного воздействия можно отнести разрушение естественного субстрата или его подмену на неспецифический нерестовый субстрат (Галкина, 1958; Суховеева, 1976), а также загрязнение нерестилищ, вылов молоди, переловы нерестового стада (Пробатов, 1954; Фадеев, 2003; Панфилов, 2009).

Наряду с изучением экологии размножения было проведено описание морфологии раннего онтогенеза на разных этапах развития (Иевлева, 1952; Никитинская, 1961; Галкина, 1963; Бенко, Богаткин, 1983), продолжительность которых зависит от климатических условий района (Тюрнин, 1967). Рассматривалось влияние гидрометеорологических условий на урожайность поколений и сроки подходов сельди на нерест (Завернин, 1972), а также связь нерестовых подходов с приливами и фазами Луны (Панин, 1946, 1947). Было проведено изучение питания и распределения молоди сельди Охотского моря (Фридлянд, 1950; Покровская, 1954*а*, 1955, 1957; Никитинская, 1958; Соколов, 1962; Гурьева, 1973, 1975; Пушников, 1980). Для атлантической сельди у побережья Канады Р. Стефенсон (Stephenson, 1991) рассмотрел связь вертикальных миграций личинок с распределением планктона.

При переходе на активное питание молодь отходит с нерестилищ, а ее скопления обусловлены кормовыми и температурными условиями (Пробатов, Варварин, 1951; Фридлянд, 1951; Дарда, 1960; Поплаухин, Бобров, 1978). Для молоди наиболее южного, сахалино-хокайдского стада описаны значительные перемещения молоди на север в струях теплых течений (Пробатов, Дарда, 1957), тогда как в северной части Татарского пролива молодь сельди под влиянием холодных течений не уходит от берега, а, наоборот, при прогреве воды весной перемещается в прибрежье вместе с производителями (Козлов, 1968).

Прибрежный и морской лов сельди нерестовых скоплений, лежащий в начале промыслового освоения любого стада сельди, кроме своей простоты, имеет и ряд существенных недостатков. Такой промысел ведет к изъятию неотнерестившихся особей, и результатом может стать быстрый подрыв запасов за счет снижения производительного потенциала. Нерестовая сельдь имеет более низкое гастрономическое качество, поскольку ее жирность в этот период минимальна. В Японии, наоборот, больше ценят нерестовую сельдь, и не только из-за самой икры – там жарят нерестовую сельдь вместе с ястыками.

В настоящее время в связи с востребованностью и, как следствие, высокой ценой на мировых рынках, особенно в юго-восточной Азии, ястычной икры (Науменко, 2000), увеличивается вылов именно нерестовой сельди. С экономической точки зрения использование сельди только нерестовых скоплений требует концентрации значительных промысловых мощностей в короткий период размножения, тогда как в остальное время эти мощности не нужны. По этим причинам оптимизация использования запасов сельди требовала расширения промысла за счет облова нагуливающейся части стада вне периода размножения (Кагановский, 1949; Аюшин, 1951; Пискунов, 1955; Ваняев, 1958, и др.), с использованием не только ставных, но и кошельковых неводов. Как установлено рядом авторов (Князькин, Ульянов, 1972; Иванов и др., 1981; Кручинин, Кузнецов, 1985; Иванова, 2009;), результативность промысла при кошельковом лове различных видов рыб колеблется в пределах 50–70 %.

Для сахалино-хоккайдского стада изменение характера промысла диктовалось еще и подрывом запасов, следствием которого стало уменьшение и даже прекращение массового нерестового хода (Варварин, 1946). В связи с этим следующий этап изучения сельди Охотского моря связан с началом активного изучения биологии и экологии сельди в период нагула с целью разработки методик обнаружения и вылова нагульной сельди (Пробатов, Козлов, 1954; Гордеев, 1955; Некрасов, 1960; Правоторова, 1965б; Румянцев, 1965; Харитоновна, 1965а, 1967в; Чернявский, 1970а, б; Вышегородцев, 1994б).

Б.Н. Аюшин (1951) показал, что летом сельдь северной части Охотского моря концентрируется на определенных участках, не далее 100 миль от берега, в поверхностном слое. Вертикальные миграции ограничены зоной остаточного зимнего охлаждения в температурном диапазоне 0–1,8 °С (15–25 м).

Для наблюдения за перемещениями сельди и организации эффективного лова, помимо традиционных визуальных способов обнаружения ее скоплений (киты, дельфины, агрегации чаек), были разработаны методики использования гидроакустики и авиации (Аюшин, 1951, 1956; Юдович, Барал, 1968; Юдович, 1974; Пастырев, 2007). В водах Сахалина гидроакустика для поиска и лова сельди стала применяться с 1953 г., авиация – с 1955 г. (Дружинин, 1964). Наводка судов на косяки сельди у берегов Камчатки впервые была применена в 1957 г. в связи с введением лова кошельковыми неводами (Маслов, 1958). В Гижигинской губе зал. Шелихова наведение судов на косяки сельди в прибрежной зоне применялось в 1980-е гг. (Смирнов, 2008б).

Для изучения миграций применялась и традиционная методика мечения рыб во время нереста (Дружинин, 1959, 1963; Андреев, 1968). А. Слотт (Slotte, 2001) предположил наличие у норвежской весенне-нерестующей сельди хоминга, как у лососей, связанного с химическим составом воды рек.

Одним из направлений изучения сельди стало исследование особенностей ее питания в течение жизненного годового цикла (Микулич, 1957; Трофимов, 1999; Вакатов и др., 2009).

Р. Рой и Б. Норкросс (Roy, Norcross, 2001) для неполовозрелой сельди зал. Принца Вильяма на Аляске установили, что состав ее рациона варьирует в зависимости от глубины нахождения рыб и температуры воды. Для этого же района рассмотрена потенциальная конкуренция в питании годовиков сельди и минтая (Sturdevant et al., 2001). В.В. Максименков (2002) предложил метод оценки урожайности поколений корфо-карагинской сельди по обилию их личинок и обеспеченности пищей. При организации поисковых работ и изучении закономерностей распределения молоди нужно учитывать концентрации зоопланктона (Кун, 1951, Медников, 1957; Мещерякова, 1959; Микулич, 1960). М. Кардинале и Ф. Аррениус (Cardinale, Arrhenius, 2001) предположили, что наибольшее снижение размеров балтийской сельди должно наблюдаться на участках с максимальной плотностью распределения рыб. Эти авторы показали, что снижение массы сельди хорошо коррелирует со снижением биомассы зоопланктона на исследованных участках. «Цветение» некоторых видов водорослей, наличие гребневиков – признак отсутствия сельди (Богаевский, 1951; Веденский, 1957).

Наблюдения за миграциями сельди показывают, что ведущими факторами для ее перемещений являются взаимосвязанные между собой температурные (Чернявский, Харитонова, 1968; Вышегородцев, 1973) и кормовые условия. Протяженность нерестовых миграций весенне-нерестящейся норвежской сельди зависит от длины тела и упитанности рыб (Slotte, Fiksen, 2000). Изменение условий обитания (перестройка климато-океанологических процессов в северной части Тихого океана) и рост численности привели к увеличению протяженности нагульных миграций и продолжительности периода откорма сельди западной части Берингова моря (Бонк, 2000), а также охотской и гижигинско-камчатской сельди в смешанных нагульных скоплениях Притауйского района Охотского моря (Семенистых,

Смирнов, 2002). Скопления кормового зоопланктона приурочены к местам с бóльшим градиентом температур, где и концентрируется сельдь в период нагула (Рудомиров, 1975). В водах южной части Охотского моря это стык теплых тихоокеанских и холодных вод самого моря (Фролов, 1957; Дружинин, 1959, 1964).

В дальнейшем на материалах стандартных гидрологических и гидробиологических исследований в Охотском море были выделены зоны высокой биомассы планктонных и бентосных сообществ (Котляр, 1970). В основе существования этих устойчивых продуктивных зон лежат достаточно стационарные атмосферные и водные циркуляционные системы (Давыдов, 1975*а, б, в*; Чернявский, 1981; Чернявский и др., 1981). Определение таких достаточно стабильных продуктивных зон позволило выделить ряд участков моря, где присутствие сельди было наиболее вероятным (Правоторова, 1963).

Помимо внешних факторов, перемещение, распределение и поведение сельди во время нагула определяется физиологическим состоянием особей (жирность, степень зрелости половых продуктов), которое меняется в течение нагула. В определенный момент, когда сельдь достигает высокой степени жирности в конце нагульного периода, у нее начинается интенсивное созревание половых продуктов. В это время она формирует плотные и мало-подвижные косяки, становясь особо доступной для облова (Дружинин, 1957, 1964; Харитонов, 1965*а, б*, 1967*а, б*; Козлов, 1968; Елкин, 1973).

При расширении промысла сельди и его интенсификации закономерным является вопрос о рациональном использовании запасов вида. Одним из первых стад тихоокеанской сельди, для которого было отмечено значительное снижение численности в результате перелова, было сахалино-хоккайдское стадо. Эксплуатация данной локальной популяции была начата еще в XIX в., а уже к концу 1930-х гг. произошло значительное сокращение запасов стада, приведшее к депрессии численности (Румянцев, 1958; Пушникова, 1981).

Центральное место в теории и практике рационального промысла занимает концепция максимального устойчивого вылова как самой высокой скорости изъятия, которой популяция может противостоять благодаря собственному пополнению (Бигон и др., 1989). В основе этой теории лежит единая кривая пополнения (Баранов, 1971). Максимальный устойчивый вылов равен наибольшей скорости пополнения, когда изъятие может снижать численность популяции до величин, необходимых при этой максимальной скорости пополнения (Никольский, 1965).

Одним из серьезнейших недостатков кривых пополнения и роста является подразумеваемое постоянство среды и пополнения. Поэтому при прогностической оценке величины промыслового изъятия части популяции нужно делать поправку для урожайных и неурожайных лет, чередование которых определяется как частными, так и глобальными факторами, например солнечной активностью (Бочков, Селиверстов, 1978). В этом отношении сельди популяций Охотского моря, как и все тихоокеанские сельди, характеризуются высокой флюктуацией численности поколений отдельных лет (Дементьева, 1968; Качина, 1974; Пушникова, 1981 и др.). По оценке Ю.Ю. Марти (1968), даже при отсутствии пресса вылова численности половозрелых особей урожайных и неурожайных лет соотносились как 1 к 2–3.

По мере накопления данных о количественных величинах уловов и других научных наблюдений за время промыслового освоения запасов сельдей разных популяций у исследователей появилась возможность выявить некоторые закономерности динамики численности и обозначить ряд ее определяющих факторов.

Было показано, что колебания численности сельдей разных стад тихоокеанского побережья России связаны между собой и с численностью ряда других видов (Бирман, 1967; Смирнов, 2004*в*; Балыкин, Золотов, 2010).

Различные факторы обуславливают нерестовую часть ареала, его положение и размеры (Панин, 1950; Световидов, 1952б; Пробатов, 1958; Козлов, Шелегова, 1961, и др.). Согласно Т.Ф. Дементьевой (1968), урожай тихоокеанской сельди определяется объемом материкового стока, формирующего уровень развития планктона, от которого зависит кормовая обеспеченность молоди при переходе на активное питание.

В условиях отсутствия промысловой нагрузки функцией, определяющей численность популяции сельди, является выживаемость ее молоди, поскольку соотношение численности молоди в разные (урожайные и неурожайные) годы составляет 1 к 10–20 против 1 к 2–3 у половозрелых особей. Ю.Ю. Марти (1968) считает, что численность производителей не имеет существенного значения в динамике численности.

Таким образом, основным механизмом влияния глобальных гелиогеофизических факторов на урожайность является изменение выживаемости сельди на ранних этапах развития. При отсутствии промысла урожайность не зависит от количества производителей, выметанной ими икры и даже ранних личинок (Качина, 1975; Душкина, 1988; Карпенко, Максименков, 1990). А.И. Крысов (2000) показал, что тенденция изменения популяционной плодовитости атлантическо-скандинавской сельди в многолетнем аспекте соответствовала колебаниям величины биомассы и численности ее нерестового запаса.

Наблюдения за выживаемостью сельди Охотского моря, а также других регионов, позволили сделать вывод, что эмбриональный период и личиночные этапы являются определяющими в динамике численности ее поколений (Галкина, 1959а, 1963; Душкина 1988). В связи с этим С.Г. Крыжановский (1955) считал, что рыбоводные мероприятия по воспроизводству запасов сельди, основанные на спасении вынесенной икры и культивировании оплодотворенной икры до стадии вылупления, не дают значительного результата. Однако другие авторы (Бенко, Богаткин, 1983) считают достаточно большим эффект от мероприятий подобного рода. Как показывают данные математического описания динамики численности популяций рыб, даже при небольших вариациях смертности на ранних стадиях ($\pm 10\%$) результирующая численность пополнения может меняться в несколько раз (Rothschild, 1992).

Н.П. Поплаухин и В.А. Бобровым (1978) для сельди охотского стада показано, что выживаемость молоди, определяющая общую урожайность поколения, зависит от трех факторов: интенсивности весенних процессов (ледовые условия в нерестовый и посленерестовый периоды), метеоусловий в период выклева и выноса личинок с нерестилищ, течений. Основной причиной смертности молоди в этом случае является неадекватность условий, в которые попадает молодь. При этом гибель происходит скачкообразно в критические периоды развития.

Б.Н. Аюшин (1954) отметил, что колебания уловов сахалино-хоккайдской сельди резко возрастали примерно через 80–90 лет, внутри которых отмечались более короткие циклы (16–20 лет) и совсем короткие – 3–7 лет. Создается впечатление, что цикличность колебаний численности сельди связана с глобальным фактором. И.Б. Бирман (1973) видит причину периодических колебаний численности сельди во влиянии солнечной активности. Для гижинско-камчатской сельди ему удалось показать, что наиболее высокоурожайные поколения появляются между максимумом и минимумом солнечной активности.

Обычно возрастание солнечной активности ведет к периоду потепления, и эти долгопериодные колебания сказываются на изменении численности сельдей. Не исключено явление, когда колебания численности особей в стадах тихоокеанских сельдей, относящихся к одному виду, не совпадают по фазе.

Так, сельди северной части Охотского и западной части Берингова морей в период максимума солнечной активности (50-е гг. XX в.) достигали наивысшей численности, а запасы сахалино-хоккайдской, декастринской и сельди зал. Петра Великого в это время многократно уменьшились (Науменко, 2001). В ряде случаев на колебания численности оказывает

воздействие антропогенный фактор. С конца 1930-х гг. японские рыбаки освоили круглогодичный промысел сахалино-хоккайдской сельди и стали изымать значительное количество молоди, которая не уходила далеко от берегов Хоккайдо и южного Сахалина. При таких обстоятельствах воспроизводство сельди лимитируется количеством производителей.

Отмечена связь появления урожайных поколений сахалино-хоккайдской сельди с усилением воздействия на нерестилища Цусимского течения (Ившина, 2000).

И.В. Давыдов (1972) установил качественную связь между урожайностью поколений корфо-карагинской сельди и майско-июньской температурой воды на нерестилище.

Для сельди Баренцева моря отмечено существенное увеличение ее численности в периоды теплых по гидрологическому режиму лет (Стасенкова, 2005).

Основным проявлением антропогенного воздействия на сельдей Охотского моря является промысел, интенсивность которого, наряду с естественными факторами, создает сложную картину динамики численности (Моисеев, 1969; Качина, 1981). Сокращение численности стад сельди в результате промысла происходит, как правило, в условиях естественного снижения численности (Пушникова, 1981, 1994б).

Анализ количественной связи родительских и дочерних стад тихоокеанской сельди на примере корфо-карагинского стада показал, что в годы средней и высокой численности родительского стада главным фактором в формировании урожайных и неурожайных поколений выступают природные условия и такое глобальное воздействие, как солнечная активность. В годы низкой и депрессивной численности главным фактором становится количество производителей, пропускаемых на нерест (Качина, 1975).

Огромные нерестовые скопления сельди в ограниченных участках прибрежной зоны делают ее легкодоступной для лова. Поэтому основной причиной сокращения численности сахалино-хоккайдского стада в первую половину XX в. явился чрезмерный вылов производителей в период нереста, а также ограничение их доступа к нерестилищам из-за ставных неводов. Следствием этого стало откладывание икры на неспецифический субстрат в виде сетного полотна, что оказало существенное влияние на воспроизводство стада в годы с низкой численностью (Галкина, 1958; Румянцев, 1958; Качина, 1974; Душкина, 1988).

По мнению А.И. Румянцева (1960), одним из негативных последствий промысла и судородства вообще, является разрушение половых продуктов у сельди под действием ультразвука гидроакустических приборов.

К концу 1970-х гг. запасы всех основных промысловых стад сельди Охотского моря были в значительной мере подорваны промыслом (Качина, 1974; Тюрнин, Елкин, 1984). Сокращение пресса промысла и его последующее регулирование стали актуальными мерами для сохранения запасов сельди. В ряде случаев подобные меры дали положительные результаты. Так, снижение пресса интенсивного вылова на сельдь Аляски увеличило ее численность (Barton, Steinhoff, 1980). То же можно отметить и в отношении запасов сельди охотского стада (Тюрнин, Елкин, 1984; Радченко, Глебов, 1995).

При введении ограничения промысла сельди очень важны методики прогнозирования промысловых запасов, разработанные на основе анализа урожайности используемых и входящих в промысел поколений. Это позволяет учитывать флюктуации численности сельди при лимитировании вылова (Тюрнин, 1970). Е.М. Малкин (1995) определил, что допустимый объем годового изъятия популяции зависит от возраста массового созревания самок. Рядом авторов (Лабетский, 1975; Смирнов, 1994; Панфилов, 2006) поднимался также вопрос о строгом контроле за размерными показателями и возрастом вылавливаемой сельди путем установления минимальной промысловой длины и введения ограничений на прилов молоди. Это является действенной мерой по обеспечению нормального воспроизводства популяций сельди (Качина, Прохоров, 1967; Пушникова, 1981, 1994а; Тюрнин, Елкин, 1984, и др.). А.О. Золотов (2003) на примере корфо-карагинской сельди показал необходимость учета величины возможных выбросов при прогнозировании общего допустимого улова.

Впервые собственно гижигинско-камчатская сельдь упоминается в работе В.К. Арсеньева (1925), а первые сведения о сроках и условиях ее нереста, расположении нерестилищ и биологическом состоянии были получены А.Г. Кагановским и И.А. Полутовым (1950), И.А. Пискуновым (1954). Л.А. Галкина (1959а) в 1957 г. впервые провела исследования в Гижигинской губе, направленные на изучение особенностей эмбриогенеза сельди и его зависимости от условий среды. Этим исследователем был изучен нерестовый субстрат и определены особенности его обыкновения гижигинско-камчатской сельдью (Душкина, 1988).

С 1959 г. исследования сельди включены в тематический план Мо. ТИНРО (сейчас – ФГУП «МагаданНИРО»). Этот год можно считать началом систематических наблюдений за биологией и динамикой численности гижигинско-камчатской сельди и анализа накопленных за предыдущее время данных.

Наиболее подробные обобщения по исследованию биологии гижигинско-камчатской сельди в 1950–1960-е гг. выполнены Е.П. Правоторовой (1965а).

В 1988 г. В.А. Вышегородцевым и А.А. Смирновым впервые была выполнена широко-масштабная водолазная икорная съемка нерестилищ гижигинско-камчатской сельди. Тем самым были продолжены исследования особенностей нереста, развития икры и репродуктивной биологии гижигинско-камчатской сельди (Вышегородцев, 1994а, 1997), которые затем были расширены и углублены другими сотрудниками ФГУП «МагаданНИРО» (Смирнов, 2001в; Васильева, Смирнов, 2002; Смирнов 2002в, 2009е, 2010б, 2011г, 2013а, ж; Смирнов, 2004в; Белый, 2008а).

Наблюдения за выживаемостью гижигинско-камчатской сельди Охотского моря позволили сделать вывод, что эмбриональный период и личиночные этапы ее развития являются определяющими в динамике численности поколений (Галкина, 1959а; Душкина, 1988). Эмбриональное развитие сельди Тауйской губы описали Р.Р. Юсупов и Е.В. Кашенко (2012а, б).

Сведения по гаметогенезу морских сельдей основаны на достаточно давних публикациях (Иванов, 1953; Наумов, 1956; Иванов, Додзина, 1957; Галкина, 1959б; Коркош, 1975). Эти результаты получены при изучении рыб, обитавших в условиях другого экологического фона, а сведения об анатомии гонад имеются лишь в одной работе (Наумов, 1956). Более поздние исследования были связаны с изучением проблем раннего гаметогенеза и дифференцировки пола (Зеленков, 1990), динамики количества ооцитов в оогенезе и формированием плодовитости (Зеленков, 1981), структурным особенностям ооцитов (Семенов, 1974а, б; 1975а). Вопросы резорбции ооцитов тихоокеанских сельдей касались Л.А. Галкина (1959б) и В.В. Семенов (1975б).

Проводимый мониторинг воспроизводства популяции гижигинско-камчатской сельди выявил некоторые отклонения в строении ее репродуктивной системы (Микодина и др., 2005).

Установлены изменения морфометрических признаков гижигинско-камчатской сельди при дефростации и рассчитаны поправочные коэффициенты для каждого признака (Смирнов, 2001г).

К началу 1970-х гг. запасы гижигинско-камчатской сельди были подорваны, наступила длительная депрессия, и с 1974 г. был введен запрет на ее промышленный лов. Постепенно ее запасы восстановились, хотя и не достигли прежнего уровня. В 1970–1980-е гг. биомасса нерестового стада изменялась в пределах 60–130 тыс. т, к середине 1990-х гг. она уже достигла 300–350 тыс. т (Гаврилов, Болдырев, 2000), а к 2001 г. – 500 тыс. т (Лобода, Мельников, 2005). Уже в начале периода восстановления запасов вновь были найдены и обловлены скопления нагульной сельди (Вышегородцев, 1994б).

В 1990-х гг. сложилась ситуация, когда при ограниченном прессе промысла влияние климато-океанологической перестройки, наблюдавшейся в северной части Тихого океана (Шунтов, 1993; Шунтов и др., 1997) способствовало расширенному воспроизводству популяции гижигинско-камчатской сельди.

Своеобразие гижигинско-камчатской популяции, подверженность влиянию глобальных экологических факторов и в то же время относительно слабое промысловое освоение, флуктуации численности и ареала позволяют рассмотреть ее в качестве модельной для выявления общих закономерностей воспроизводства и динамики запасов тихоокеанской сельди. Но, несмотря на то, что в целом степень изученности гижигинско-камчатской сельди удовлетворительна и в последние годы опубликовано довольно много работ (Воробьев, 2001; Науменко, 2001, 2007; Мельников, Воробьев, 2001; Мельников, 2002, 2005; Метелев, Смирнов, 2002; Трофимов, 2004; Лобода, Мельников, 2005; Trofimov, Smirnov, 2001, и др.), в том числе 87 публикаций автора настоящей книги, не все вопросы биологии и экологии изучены в достаточной степени. Отсутствует обобщение данных последних десятилетий, в то время как с течением времени ситуация меняется, появляются новые данные, изменяются биологическое состояние популяции и характер ее промысла. Комплексное изучение влияния различных факторов окружающей среды на сельдь, целевое обобщение накопленных данных будут способствовать расширению знаний, выявлению закономерностей воспроизводства и оптимизации ее промыслового использования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой для настоящей работы послужили многолетние материалы, собранные в 1986–2010 гг. автором и сотрудниками Магаданского НИИ рыбного хозяйства и океанографии (до 2001 г. – Мо. ТИНРО), а также архивные материалы ФГУП «МагаданНИРО» за период 1978–1985 гг.

Сбор биологических материалов по нерестовой сельди осуществлялся из уловов ставных и обкидных неводов, расположенных на побережье, а также малых кошельковых неводов, облавливавших косяки подходящей на нерест и отходящей на нагул сельди в прибрежной зоне Гижигинской губы зал. Шелихова (рис. 1).

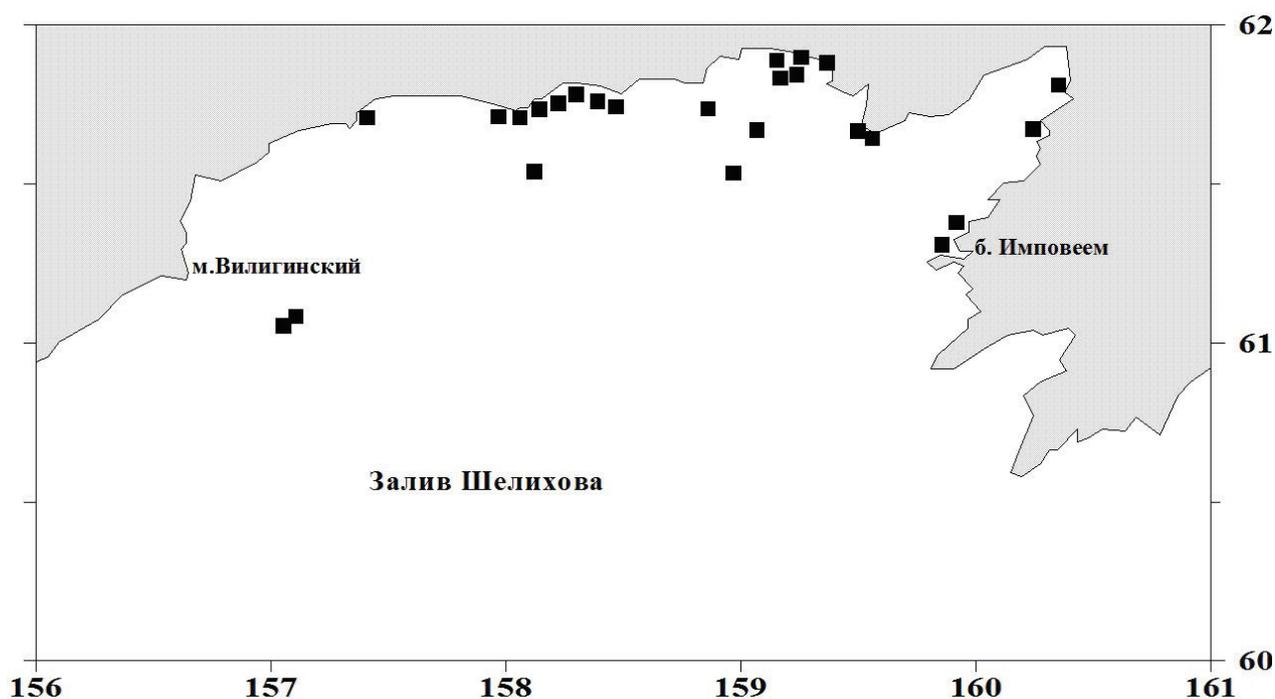


Рис. 1. Места взятия проб нерестовой гижигинско-камчатской сельди

При сборе и статистической обработке данных использовались общепринятые методики, руководства и инструкции (Чугунова, 1959; Плохинский, 1961; Рокицкий, 1961; Правдин, 1966; Лакин, 1980). Взятые объемы статистических выборок были вполне достаточны для получения надежных оценок генеральных параметров изучаемого вопроса.

Полный биологический анализ рыб (ПБА), включал: сбор регистрирующих возраст структур (чешуи и предкрышек – *suboperculum*), размера (длины АС и AD), массы тела, массы тела без внутренностей, пола, стадии зрелости и массы половых продуктов, состава пищи и степени наполнения желудков.

Следует отметить, что под длиной тела АС мы, как и Н.И. Науменко (2001), подразумеваем длину по Смитту, т. е. от конца рыла до конца средних лучей хвостового плавника. Под длиной тела AD (стандартная или промысловая длина) понимается расстояние от конца рыла до основания средних лучей хвостового плавника.

Состояние гонад сельди определяли по приведенной в табл. 1 шкале стадий зрелости гонад.

В весенний нерестовый период было собрано и проанализировано 97 404 экз., для определения плодовитости – 1541 экз., для генетических исследований – 218 экз., на морфо-

метрические исследования – 1092 экз. Масса гонад была определена у 4129 экз. сельди, из них 1645 были самцами и 2484 – самками. В нагульный период для анализа размерно-массового состава по возрастным группам было собрано 47 784 экз. сельди.

Таблица 1

Стадии зрелости гонад сельди

Стадия	Описание
I	Половые железы или совершенно не различимы, или представляют собой узкие ленточки, прозрачные, бесцветные, иногда желтоватые (это молодые рыбы, не достигшие половой зрелости). Если пол неразличим, то эту особь определяют как ювенильную (juv.)
II	Половые железы узкие и плоские, слабо просвечивают, упругие и плотные. Занимают 1/3 полости тела. Цвет икры: от желтоватого до оранжевого, икринки нельзя различить
II–III	Переходная стадия
III	Яичники занимают 2/3 полости тела. Цвет: от желтого до красного. Невооруженным глазом видны мелкие непрозрачные икринки. Семенники занимают 2/3 полости тела, упругие, плотные. Хорошо различима сеть кровеносных сосудов
III–IV	Переходная стадия
IV	Яичники занимают больше 2/3 полости тела, светло-оранжевого цвета, тугие, но хрупкие (их стенки легко разрываются). Икринки легко отделяются друг от друга, желтые непрозрачные. Молоки бело-розового цвета, мягкие, занимают 2/3 полости тела. При разрезании края надреза оплывают
IV–V	Переходная стадия
V	Текучие половые продукты. Вытекают при соприкосновении, при поглаживании брюшка
V–VI	Нерестующая сельдь с частью выметанных половых продуктов, но еще не полностью отнерестившаяся
VI	Полностью отнерестившаяся сельдь. Половые железы воспалены

Паразитологический анализ выполнен у 1143 экз., из сборов, полученных в 2008–2011 гг. в весенний период с нерестилищ сельди в Тауйской губе, в Гижигинской губе (у пос. Эвенск) и у пос. Охотск, и в осенний – из траловых уловов в центральной части Охотского моря (55°49' – 55°56' с. ш. и 149°05' – 149°43' в. д.).

Популяционная плодовитость определялась как количество икринок, выметываемых всеми зрелыми самками популяции за один нерестовый сезон.

Для изучения влияния факторов среды и фоновых условий в районах зимовки и нереста гижигинско-камчатской сельди, кроме вышеуказанных материалов, совместно с А.Л. Фигуркиным (ТИНРО-центр), анализировались данные, собранные в 1950–2006 гг. сотрудниками ТИНРО-центра и гидрометеостанций в северной части Охотского моря (Фигуркин, Смирнов, 2008а).

Для сравнительного анализа темпов роста материалы собирались в мае-июне 2001 и 2007 гг. из уловов ставных неводов в районах пос. Охотск, Ола (Тауйская губа) и Эвенск (зал. Шелихова). В 2001 г. было обработано 332 экз. гижигинско-камчатской сельди и 337 экз. охотской, в 2007 г. – 324 экз. гижигинско-камчатской сельди и 208 экз. тауйской. Проведено мечение 26 тыс. экз. сельди.

Материалы по питанию преднерестовой сельди в мае-июне 2002 г. были собраны из уловов обкидного невода в прибрежной зоне Гижигинской губы зал. Шелихова (Метелев, Смирнов, 2003). Материалы по питанию нагульной сельди были собраны из уловов разно-глубинных тралов в Притауйском районе в октябре-декабре 2002 г. (Смирнов, 2009з) и в декабре 2012 г. (Бурлак, Смирнов, 2013).

Обработка проб по питанию рыб проводилась в соответствии с «Методическим пособием по изучению питания...» (1974) и «Руководством по изучению питания рыб» (Чучукало, Волков, 1986).

Для определения видового состава зоопланктона были использованы различные определители (Бродский, 1950; Гурьянова, 1962; Ломакина, 1978).

Сбор, фиксация и обработка материалов по паразитофауне сельди, а также определение паразитов по видам проводились по общепринятым в гельминтологии методикам (Стрелков, 1960; Донец, Шульман, 1973; Быховская-Павловская, 1985; Коваленко, 1987).

Для представления адекватной картины возрастного состава популяции гижигинско-камчатской сельди возрастная структура, полученная по основе материалов биологических анализов, пересчитывалась через размерно-возрастной ключ на данные массовых промеров.

При сборе и обработке чешуи для расчета темпа роста, в зависимости от возраста и условий среды, применялись общепринятые в ихтиологических исследованиях методы (Правдин, 1966): готовились чешуйные препараты, по которым на аппарате для чтения микрофотокопий «Микрофот» 5ПО-10 делались эскизы чешуи на миллиметровой бумаге, отмечался центр чешуи и все годовые кольца на одной прямой от центра, измерялся радиус каждого годового кольца с нулевой точкой отсчета от центра чешуи до внешнего радиуса.

Обратные вычисления размеров проводились по формуле:

$$L_n = S_n/S \times L,$$

где L_n – длина рыбы за какой-либо предыдущий год ее жизни;

L – непосредственно измеренная длина тела рыбы;

S_n – длина чешуи, от центра до годового кольца того возраста рыбы, который соответствует L_n ;

S – длина всей чешуи (от центра до края).

Длина тела рыбы (L) бралась как длина по Смитту (Чугунова, 1959).

Прирост за первый год жизни принят равным длине годовалой особи, а приросты по остальным возрастным группам рассчитывались как разница двух длин особи.

Числа Вольфа (показатель, характеризующий глобальный экологический фактор – активность Солнца, путем изменения на нем площади темных пятен), получены в Астрономическом институте им. П.К. Штенберга.

Информация об уловах и распределении сельди в виде ежедневных сводок ССД о суточном вылове, количестве тралений либо заметов, координатах работы флота регулярно получалась в ФГУ «Охотскрыбвод» и ФГУ «Севвострыбвод» (ранее – Камчатрыбвод).

Сравнения морфометрических признаков проводились по 29 пластическим и 6 меристическим (счетным). Было подсчитано количество лучей в спинном, анальном, брюшном, грудном плавниках, количество позвонков и число тычинок на первой жаберной дуге. Все промеры производились с левой стороны рыбы, соответственно, количество лучей подсчитывалось только в левых парных плавниках. Морфометрические промеры производились с помощью штангенциркуля с точностью до 0,1 мм. При подсчете позвонков учитывался уростиль рыбы. Принятые общеизвестные обозначения пластических признаков приведены в табл. 2.

**Морфометрические признаки, использованные при исследовании
нерестовой гижигинско-камчатской сельди**

№	Признак	Символ	№ п/п	Признак	Символ
1	Длина всей рыбы	ab	18	Антеанальное расстояние	ay
2	Длина тела по Смитту	ac	19	Длина хвостового стебля	fd
3	Длина тела без хвостового плавника	ad	20	Длина основания спинного плавника	qs
4	Длина верхней лопасти хвостового плавника	влС	21	Наибольшая высота спинного плавника	tu
5	Длина нижней лопасти хвостового плавника	нлС	22	Длина основания анального плавника	yy1
6	Длина рыла	an	23	Наибольшая высота анального плавника	ej
7	Диаметр глаза (вертикальный)	np	24	Длина грудного плавника	vx
8	Заглазничный отдел головы	po	25	Длина брюшного плавника	zz1
9	Длина головы	ao	26	Расстояние между грудным и брюшным плавниками	vz
10	Высота головы у затылка	lm	27	Расстояние между брюшным и анальным плавниками	zy
11	Ширина лба	io	28	Длина средних лучей хвостового плавника	dc
12	Длина верхнечелюстной кости	a1a6	29	Длина хвостового плавника	C
13	Длина нижней челюсти	a111	30	Количество лучей в спинном плавнике	D
14	Наибольшая высота тела	qh	31	Количество лучей в анальном плавнике	A
15	Наименьшая высота тела	ik	32	Количество лучей в брюшных плавниках	V
16	Постдорсальное расстояние	rd	33	Количество лучей в грудных плавниках	P
17	Антевентральное расстояние	az	34	Количество тычинок на первой жаберной дуге	sp. br.
			35	Количество позвонков	vert.

Все промеры производились по схеме, предложенной И.Ф. Правдиным (1966) для измерения рыб (рис. 2)

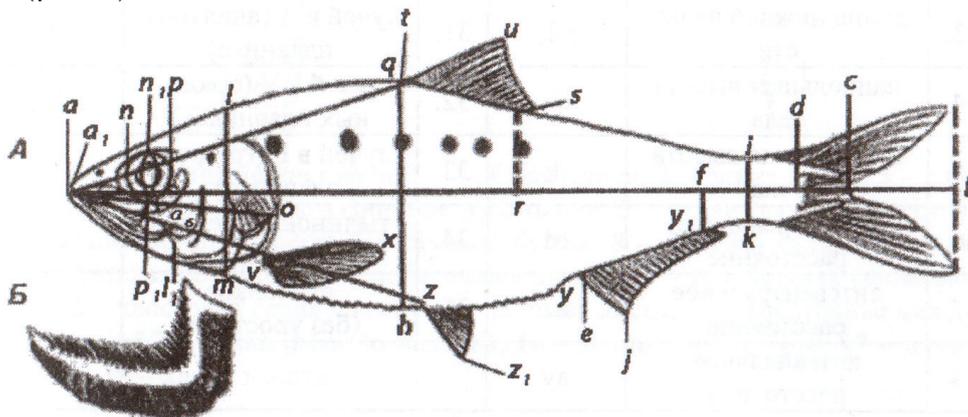


Рис. 2. Схема промеров сельди

Для каждого признака были рассчитаны следующие статистические показатели:

Lim – пределы колебания признака: минимальные (min) и максимальные (max) значения;

M – среднее значение признака;

m – статистическая ошибка признака;

R – размах вариации признака (разность между max и min показателями одного вариационного ряда);

σ – среднее квадратическое отклонение (этот показатель хорошо характеризует не только величину, но и специфику варьирования признака);

Cv – коэффициент вариации признака (относительный показатель степени варьирования признака).

Материал для гистологического исследования половых желез гижигинско-камчатской сельди был собран в период с 21 мая по 8 июня 2001 г. из уловов ставных и обкидных неводов, расположенных на побережье Гижигинской губы в районе пос. Эвенск, а также из уловов малых кошельковых неводов на РС «Капитан Винарский» и РС «Бриакан», которые работали на отдалении от берега.

Биологическому анализу было подвергнуто 1725 экз. гижигинско-камчатской сельди, среди которых определена доля «яловых» рыб в разных районах исследования. При биологическом анализе выловленных преднерестовых особей гижигинско-камчатской сельди состояние гонад оценивали визуально, отмечая особенности их формы и окраски.

Гистологическому исследованию были подвергнуты гонады 8 рыб, зафиксированных в 4 %-ном формальдегиде. Для сравнительного анализа были также использованы нормальные яичники от 3 самок охотоморской сельди, выловленных в Охотском море в период проведения морских экспедиционных исследований на НИС «ТИНРО» (1999). Они были собраны сотрудником ВНИРО канд. биол. наук Л.А. Лисовенко и любезно предоставлены сотрудницей ВНИРО О.Г. Полуэктовой. Мы приносим свою искреннюю благодарность всем коллегам за предоставленный материал.

Для гистологического анализа образцы гонад размером около 1 см³ обрабатывали по стандартным методикам, а полученные срезы окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну (Ромейс, 1953; Роскин, Левинсон, 1957). Микрофотографии с гистологических срезов гонад делали с помощью микроскопа Olympus CH-2 с автоматической фотокамерой Leica DM LS при увеличении окуляра $\times 10$ и объективов $\times 4$, $\times 10$ и $\times 40$.

Неоценимая помощь в проведении гистологического анализа и интерпретации полученных данных была оказана сотрудниками ВНИРО д-ром биол. наук Е.В. Микодиной и канд. биол. наук М.А. Седовой, которым автор выражает искреннюю признательность и благодарность.

МЕТОДЫ ОЦЕНКИ ЗАПАСА

Оценка численности популяции и прогноз промыслового запаса гижигинско-камчатской сельди осуществляется в три этапа:

1-й этап. Сбор первичного материала.

2-й этап. Определение текущего нерестового запаса.

3-й этап. Расчет нерестового и промыслового запасов последующих лет с определением общего допустимого улова (ОДУ).

Сбор первичного материала осуществляется по трем направлениям:

1. Учет задействованных в воспроизводстве площадей нерестилищ, размеров нерестовых и посленерестовых скоплений сельди.

2. Учет отложенной за весь период нереста икры.

3. Биологические анализы, массовые промеры сельди и пробы на определение плодовитости из уловов ставных, обкидных и малых кошельковых неводов в нерестовый и траловых уловов в нагульный периоды.

Методика учета задействованных нерестилищ, площади нерестовых и посленерестовых скоплений

Аэроучет скоплений гижигинско-камчатской сельди в районах нереста является, с одной стороны, основным методом определения численности половозрелой части популяции. С другой стороны, оценка величины нерестового запаса может быть получена и в результате выполнения икорной водолазной съемки нерестилищ.

В оптимальном режиме, при полном финансировании научных исследований, авиаработы выполнялись на самолете Ан-2 (см. фото на цветном вкладыше) или Ан-3 (см. фото на цветном вкладыше) в прибрежной зоне Гижигинской губы зал. Шелихова на высоте 400–2500 м, на удалении от линии берега до 20 км. Самолет типа Ан-3 является усовершенствованной модификацией самолета Ан-2. Основные изменения – заменен двигатель на более мощный, увеличена емкость баков для топлива, используется авиационный керосин вместо авиационного бензина и др. В 2009 г. работы были выполнены на Ан-28 (см. фото на цветном вкладыше), имеющем два двигателя, что позволяет проводить учет на значительном удалении от берега, однако стоимость его аренды гораздо выше, чем Ан-2 и Ан-3.

Высота полета зависит от состояния погоды – в ясный солнечный безоблачный день полет на большой высоте позволяет охватить учетом значительно бóльшую площадь морской акватории. Согласно авиационным правилам безопасности полетов, чем дальше самолет отлетает в море, тем выше он должен находиться, чтобы, в случае отказа двигателя, самолет смог спланировать на берег.

Данные авианаблюдений (косяки сельди, места нереста, видимые по белым пятнам массовых выпусков спермы самцами) наносились на стандартные планшеты контурных картосхем побережья района нереста в масштабе 1:50 000. Задействованные сельдью нерестилища определялись по нерестовым пятнам. При этом на планшет заносились контуры нерестовых пятен (см. фото на цветном вкладыше), а также подходящих и отходящих косяков сельди. Полеты по одному и тому же маршруту, как правило, вдоль берега, проводились по возможности с периодичностью 2–4 дня в течение всего нерестового хода в зависимости от интенсивности нереста.

По окончании полетов производился анализ полученных рабочих схем. С помощью миллиметровой бумаги по итоговой картосхеме определялась площадь (в квадратных метрах) задействованных локальных нерестилищ.

В 1980-е гг. XX в. при централизованном и осуществляемом в достаточном объеме финансировании рыбохозяйственных исследований икорная съемка и авиаучет нерестующей сельди часто выполнялись параллельно и дополняли друг друга.

Однако в последние годы при ежегодном прогрессирующем дефиците финансирования таких работ проводить авиаучет и икорные водолазные съемки в необходимом объеме не удается, причем широкомасштабные водолазные работы как более затратные сокращаются в первую очередь и в последние годы не выполняются.

В то же время остается необходимость решать следующие задачи: определение сроков начала подходов нерестовой сельди к берегу, распределение производителей по локальным нерестилищам и оценка степени их заполнения (Пастырев, 2007). Поставленные задачи должны выполняться в ходе регулярных облетов береговой черты, для чего необходимо для района Гижигинской губы не менее 50 летних часов (Смирнов, 2001б). Однако, не имея данных икорной съемки о плотности обикрения, т. е. сведений о количестве отложенной икры на единицу площади, рассчитать биомассу отнерестившихся производителей, выполняя полеты вдоль берега и даже решив вышеуказанные задачи, довольно сложно, а часто и невозможно.

Обобщив 22-летний опыт работы автора в качестве бортнаблюдателя (при авиационных учетах численности гижигинско-камчатской и охотской сельдей (налет составил 647 летних часов) и 40-летний опыт работы сотрудников ФГУП «МагаданНИРО», при минимальном финансировании учетных работ, мы рекомендуем проводить оценку нерестового запаса сельди путем авиаучета подходящих к берегу (нерестовых) и отходящих после нереста косяков.

При авиаучете скопления сельди просматриваются в воде в виде пятен или полос темно-коричневого или черного цвета. Косяки нерестовой сельди (то есть идущие к берегу) имеют округлую форму (см. фото на цветном вкладыше), либо вид полос, перпендикулярных береговой линии (см. фото на цветном вкладыше), а также более четкие границы и насыщенный цвет. Плотность рыб в таких скоплениях выше, чем в отходящих (кормящихся), которые не такие яркие и имеют форму нечетко очерченных, размытых пятен, полос, параллельных берегу, либо пятен неправильной формы в виде «медуз», изменяющих форму – то вытягивающих, то вбирающих в себя лучи-«щупальца» (см. фото на цветном вкладыше).

В прошлые годы была проведена оценка плотности отдельных косяков путем пересчета их площадей, определенных аэрофотосъемкой, на биомассу, полученную в ходе синхронного облова, и на основании этого рассчитана средняя плотность преднерестовых скоплений сельди – 66 кг/м² и отнерестившихся – 16 кг/м². Таким образом, нанеся отдельные косяки сельди на планшеты и уточнив по данным биологических анализов из уловов судов, облавливающих эти скопления, характер состояния гонад сельди в них (подходящая или отходящая), можно рассчитать величину биомассы скоплений сельди, используя дополнительные данные (среднюю массу тела особи, плодовитость, долю самок, соотношение возрастных групп, среднюю плотность обикрения нерестового субстрата, полученную по данным икорных водолазных съемок).

Однако в 2002–2009 гг. (в 2010 г. авиаучет не проводился) отнерестившиеся косяки, имевшие различную форму – от округлой до лентообразной, располагались не разрозненно, как обычно, вдоль береговой черты, а образовывали единое «поле» мозаичной структуры, располагавшееся на удалении от 0,5 до 12 (местами до 20) км от берега, на протяжении от 56 км (2004) до 90 км (2002). В этом случае при помощи современной спутниковой навигационной системы (GPS), размещенной на самолете, устанавливались точные координаты расположения «поля» косяков, определялись его примерная площадь и конфигурация. Затем выполнялись галсы, обычно перпендикулярно берегу, с таким расчетом, чтобы просчитать все косяки, попадающие в поле зрения наблюдателя при обзоре из иллюминатора вниз, на поверхность моря.

При таком способе учета косяки не зарисовываются на планшеты, так как их частота встречаемости велика, а просчитывается их количество, с применением примерной трех-ранговой градации косяков в зависимости от их видимой площади: малые, средние и крупные. Этот метод менее точен, но все же позволяет при минимальном количестве летных часов определить примерную биомассу косяков сельди, предполагая, что малые косяки имеют биомассу в 20–25 т, средние – 50 т и крупные – около 100 т каждый. При данном методе для корректировки соотношения визуальной определяемой площади косяка с его биомассой, необходимо ежегодно уточнять предполагаемую при авиаучете величину биомассы такого скопления с его реальной величиной, полученной в результате облова этого косяка.

С 11 по 13 июня 2013 г. в ходе выполнения авиаучета район концентрации отнерестившихся косяков был найден между м. Островной и м. Таватумский. Удаление косяков от берега составляло 3–12, местами до 15 км. В предыдущие годы эти скопления располагались северовосточнее – между м. Таватумский и зал. Имповеем. Кроме района нагульных скоплений, в районе от устья р. Угулан до м. Арегичинский, вблизи берега были обнаружены косяки нерестовой сельди. Ранее считалось, что южнее м. Вилигинский сельдь скоплений в прибрежной зоне не образует (рис. 3)

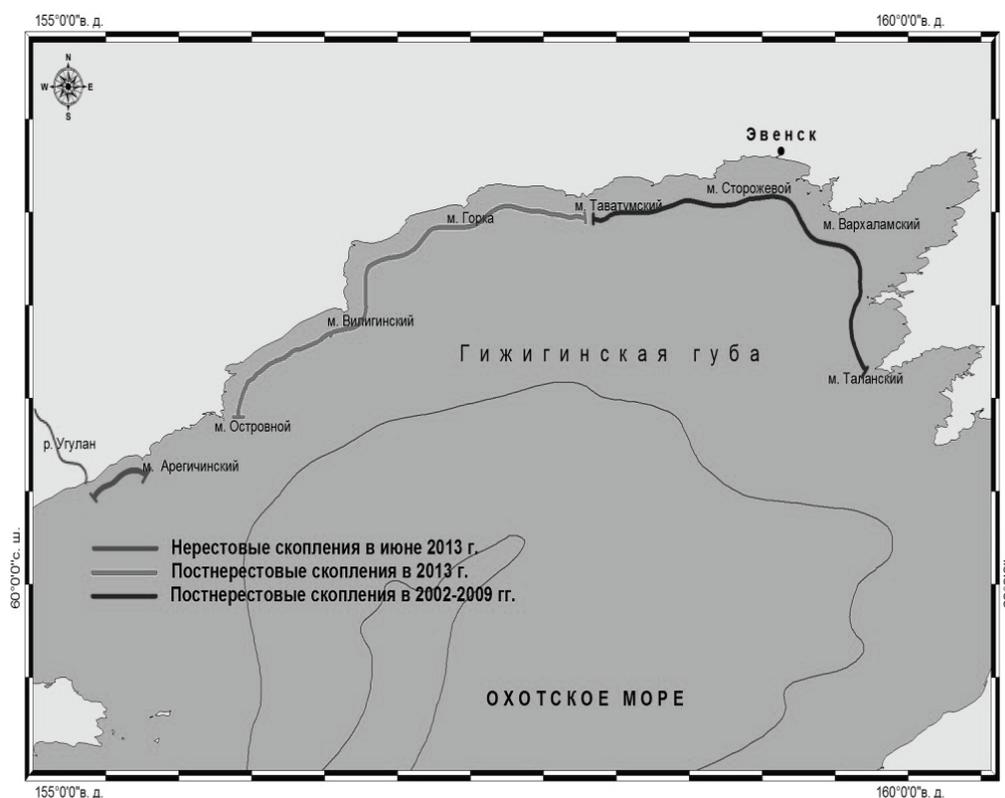


Рис. 3. Расположение косяков сельди по данным авиаучета в Гижигинской губе зал. Шелихова в 2013 г.

Проведенные исследования показали, что весной 2013 г. на нерест к обследованному побережью зал. Шелихова подошли производители сельди в достаточном количестве для эффективного воспроизводства: биомасса нерестового запаса сельди в 2013 г. была на 8 % ниже, чем в 2012 г., но на 18 % выше, чем в 2010–2011 гг. (Смирнов, 2013к).

В прибрежье Гижигинской губы облов косяков сельди, расположенных на некотором удалении от берега, проводится обычно судами, оснащенными кошельковыми неводами. Эффективность промысла таким орудием лова во многом зависит от размера и скорости движения косяка, как это показали результаты экспериментальных работ на кошельковом промысле тихоокеанской сардины (Кручинин, Бабенко, 2009).

Ранее, когда летных часов выделялось значительно больше, нам удавалось наводить промысловые суда на косяки сельди. Флоту либо указывался перспективный для промысла район с указанием точных координат и суда ловили сами, либо, в условиях хорошей видимости и отсутствия облачности, самолет наводил судно на конкретный косяк, кружась над ним на одном месте. Связавшись по радиосвязи с судном, которое готово к замету кошелькового невода, с борта самолета указывалось капитану, куда и как идти судно, когда произвести замет невода, чтобы весь косяк был пойман. Этот способ был очень эффективен и почти не допускал проловов (см. фото на цветном вкладыше). Например, в 1991 г. было произведено 39 наводок судов на косяки, и общий улов по ним составил 1212 т. Последний раз такая наводка была осуществлена автором в 2002 г. Судно типа РС-300 с кошельковым неводом было наведено на крупный косяк, визуально оцененный в 100 т. Время, затраченное на наводку, составило 25 мин. В невод попало, по экспертной оценке авианаблюдателя, около 2/3 косяка, т. е. около 67 т.

Реальный же вылов по сдаточной квитанции составил 70 т. Без помощи самолета в этом районе удавалось облавливать лишь небольшие косяки сельди – по 20–40 т каждый, ввиду значительной подвижности скоплений, которые, ощутив движение воды от близко подходящего к ним судна, уходили из зоны облова. Конечно, работа самолета по наводке одного-двух судов не будет рентабельной, однако экономическая эффективность авианаводки может быть высокой, если обслуживать в одном районе сразу несколько судов.

Разработанная нами методика авиачета сельди опубликована в 2008 г. (Смирнов, 2008б).

Методика учета икры, отложенной за весь период нереста (краткая методика проведения икорной водолазной съемки на нерестилищах гижигинско-камчатской сельди)

Определение количества отложенной икры на нерестилищах проводится водолажным способом. В ходе водолазной съемки нерестилищ проводится уточнение видового состава водорослей на заполняемых и потенциальных нерестилищах, оценка пригодности водорослевого субстрата для откладывания и развития икры, плотности кладок икры на водорослях, наблюдения за выживаемостью икры и скоростью инкубации при различной плотности кладок, расположенных на разных глубинах.

В соответствии с контурами нерестилищ, отмеченных на планшетах, согласно сообщениям с самолета авиаразведки о местах нереста, первый разрез проводится как можно ближе к краю нерестилища. Разрезы располагаются перпендикулярно береговой линии; расстояние между разрезами на протяженных нерестилищах – 500 м, на коротких – от 250 до 300 м. На разрезах через каждые 50 м выполнялись водолазные станции; пробы брались до окончания встречаемости икры на разрезе.

В случае обнаружения мощных скоплений водорослей (проективное покрытие не менее 60 % площади нерестилища) для выявления микроструктуры водорослевого сообщества проводится дополнительно тщательная съемка. При этом расстояние между разрезами соответствовало 100 м, а станции выполнялись через каждые 25 м.

Отбор пробы осуществляется с площадки 50×50 см с полной выборкой обыкновенного субстрата. Собранная проба помещается в специальный сетчатый мешок – питомзу.

В местах кладки икры на грунт выполняются дополнительные погружения и берутся пробы отложенной икры вместе с верхним слоем грунта.

На каждой точке водолазом измеряется температура воды, описывается тип грунта, рельеф дна, состав водорослевого покрытия, степень покрытия водорослями дна и визуально оценивается количество отложений на грунт икры по сравнению с икрой, прикрепленной к водорослям. Место расположения станции отмечается на рабочем планшете.

На борту судна содержимое питомзы помещается в мешок, снабженный этикеткой с указанием номера станции. Вся проба взвешивается, затем от нее отбирается «мини»-проба с характерными для основной пробы показателями (соотношение видов водорослей, плотность кладок). «Мини»-проба взвешивается, фиксируется формалином или насыщенным раствором NaCl и снабжается этикеткой с указанием района, даты, номера станции, веса); все записи делаются карандашом.

Все данные по станции переносятся в чистовой журнал и на чистовой планшет. Камеральная обработка проб производится в лабораторных условиях.

Плотность обикрения на 1 м² находится путем экстраполяции числа икринок в навеске на массу всей пробы, затем полученный результат умножается на 4. Виды водорослей определяются по Г.И. Гайлу (1949) и М.Н. Белому (2013).

В местах кладки икры на грунт выполняются дополнительные погружения и берутся пробы отложенной икры вместе с верхним слоем грунта.

Определение текущего нерестового запаса

Нерестовый запас по результатам икорной водолазной съемки определяется по формуле, предложенной Гензеном и Апштейном (Никольский, 1974):

$$St = \frac{N}{n \times s},$$

где St – численность нерестового стада, млн. экз.;

N – общее число отложенных икринок в обследованном районе, тыс. икр.;

n – средняя плодовитость самок, тыс. икр.;

s – соотношение полов в нерестовом стаде.

В свою очередь:

$$N = p \times Q,$$

где p – средняя плотность обикрения, млн. икр./м²;

Q – общая площадь, на которой отложена икра.

Ежегодно нерестовый запас гижигинско-камчатской сельди рассчитывается по результатам авиаучета следующими способами:

– по аэроучету площадей нерестовых и нагульных скоплений, принимая среднюю плотность рыбы в нерестовых косяках как 66 кг/м², а в нагульных – 16 кг/м². Эти показатели были получены в течение ряда лет путем сравнения площадей конкретных косяков, пойманных в ставной либо обкидной невод и определенных путем аэрофотосъемки, с цифрами, показывающими массу пойманной сельди в квитанции, выданной принимающей рыбу у добытчиков базой;

– по аэроучету площадей нереста, используя в расчетах среднюю массу особи, среднюю плотность обикрения водорослевого субстрата в этих районах, процент самок в структуре стада и среднюю плодовитость.

Расчет нерестового и промыслового запасов, определение ОДУ

Расчет прогностических величин общедопустимого и возможного выловов осуществляется с помощью расчетной таблицы когортным методом, при котором прогнозируются изменения в численности отдельной возрастной группы (поколения).

Прогноз состояния запасов гижигинско-камчатской сельди основан на использовании ряда биологических параметров популяции: численности производителей, возрастного состава популяции, доли зрелых рыб по возрастным группам, средней массы рыб в нерестовый и нагульный периоды.

Общий допустимый улов (ОДУ) определяется в соответствии с коэффициентом Е.М. Малкина, дающим оценку возможного изъятия из запаса на основе концепции репродуктивной изменчивости (Малкин, 1995). Согласно этой теории, допустимая доля изъятия находится в зависимости от возраста массового полового созревания самок. По сравнению с охотской сельдью, гижигинско-камчатская отличается бóльшей продолжительностью жизни, а также более растянутыми размерным и возрастным рядами рыб, вступающих в нерестовый запас. Средний возраст массового полового созревания, по уточненным данным последних лет, составляет 6 лет. Поэтому для гижигинско-камчатской сельди промышленное изъятие рекомендуется в размере 20,7 % от биомассы запаса.

Промысловый запас, получаемый при расчетах от исходных данных нерестового запаса, корректируется по итогам траловых съемок сельди научно-исследовательскими судами в нагульный период.

ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА АРЕАЛА

Залив Шелихова представляет собой часть Охотского моря, глубоко вдающуюся в сушу в северо-восточном направлении на 170 миль при наибольшей ширине 35–45 миль. Площадь залива около 130 тыс. км², он мелководен – его большая часть имеет глубины менее 100 м, т. е. лежит в пределах материковой отмели. Лишь через срединную часть широкого пролива, соединяющего залив с морем и называемого «горлом» зал. Шелихова, проходит желоб (отрог впадины ТИНРО) с глубинами до 450 м. Однако он очень узок, всего 10–15 миль шириной и проникает в залив только до параллели 60°10' с. ш., тогда как сам залив простирается до 62°40' с. ш.

Температура поверхности воды в мае колеблется от –1,2 до +3,6 °С, причем в Ямской губе в это время еще наблюдается лед. Более теплые воды расположены в северной половине залива, примыкая к материковому побережью. Максимум температуры отмечен в вершинах мелководных Наяханской и Гижигинской губ, у оконечности п-ова Тайгонос и в районе Ямских островов (Чернявский, 1987). Массивы холодных вод располагаются южнее: минимум приурочен к району Ямской губы и к прикамчатским водам залива вблизи его «горла».

Залив Шелихова занимает всю крайнюю северо-восточную часть Охотского моря. Южной границей залива служит линия, соединяющая м. Толстой, выступающий от п-ова Пьягина, с м. Утхолокский, выдающимся от западного берега п-ова Камчатка. В северный берег залива глубоко вдаются две губы: Гижигинская – к западу от п-ова Тайгонос и Пенжинская – к востоку от него. Кроме того, в юго-западной части зал. Шелихова к северу от п-ова Пьягина расположена Ямская губа, берега которой окаймлены песчано-галечной полосой, переходящей к северу в песчано-суглинистые обрывы.

Берега залива разнообразные, но преобладают скалистые, с обрывами средней высоты. Низкие песчаные берега встречаются в вершинах бухт.

Глубины. Залив в основном мелководен, однако от середины входа в залив до его центра тянется полоса шириной в среднем 25 миль с глубинами более 200 м. От этой глубоководной полосы подъем дна до глубины 100 м к северу и востоку идет постепенно, а к западу – резко. Изобата 100 м проходит от берегов залива в 15–30 милях и на незначительное расстояние входит в Гижигинскую губу. От изобаты 100 м уменьшение глубин к берегам идет довольно равномерно (Люция..., 1960).

Климат в районе залива довольно суровый: восемь месяцев в году среднемесячная температура воздуха отрицательная. Самые сильные морозы наблюдаются в январе–феврале. Самый теплый месяц – июль. Весна короткая, лето наступает очень быстро. Переход от отрицательных температур к положительным отмечается во второй половине мая, а от положительных к отрицательным – в конце сентября. Наибольшее количество осадков выпадает в конце осени и начале зимы.

С сентября по май включительно в заливе господствуют ветры северных направлений, летом – южных. Апрель и сентябрь являются переходными периодами. В отличие от бассейна Охотского моря, в заливе преобладают летом южные и юго-западные ветры, а не юго-восточные, а зимой – северные и северо-восточные, а не северо-западные. Сила ветров нарастает от весны к осени.

Местному климату свойственны многие особенности климата арктических морей. Вместе с тем, поля основных метеорологических величин здесь имеют свою специфику, связанную с взаимодействием сезонных и перманентных центров действия атмосферы. Их интенсивность и географическая локализация определяются во многом физическими свойствами Азиатского материка и Тихого океана, на границе которых располагается Охотское море. Охотское море лежит в зоне действия азиатско-тихоокеанской муссонной циркуляции умеренных широт, определяющей периодический характер атмосферных процессов (Крындин, 1964; Бурков, 1980; Верхунов, 1997).

С другой стороны, на воздушные массы над морем влияет его подстилающая поверхность, формирующая сезонные термодинамические особенности атмосферы и моря (Грузевич и др., 1997). Летний муссон с морским умеренным воздухом приносит погоду с осадками, увеличенной облачностью, густыми туманами. Преобладание ветров южных румбов наблюдается главным образом в июне-июле, а в августе их количество начинает сокращаться. Повторяемость ветров северных румбов летом составляет около 10 %, с ними на Охотское море поступает сухой и теплый воздух с континента. С мая по сентябрь преобладают ветры скоростью до 5 м/с, причем в мае и сентябре на них приходится 55–49 % случаев, а в июне-августе – 73–76 %. Весной температура воздуха над морем повышается гораздо медленнее, чем над сушей. Этому способствуют холодные водные массы, покрытые плавучими льдами, на таяние которых расходуется много тепла. Максимум температуры воздуха на севере моря отмечается в августе и не превышает обычно 15–17 °С. Переход средних суточных температур через ноль к отрицательным значениям происходит в третьей декаде октября, в зал. Шелихова – во второй (Леонов, 1960).

Географическое положение зал. Шелихова обуславливает развитие в прибрежной зоне муссонной циркуляции, в образовании которой большую роль играет термический контраст суша-море. Это вызывает формирование сезонных центров действия атмосферы, таких, как зимний максимум давления и летняя депрессия над материком, а также усиление или ослабление в различные сезоны алеутского минимума и азиатского максимума (Мельникова, 1965).

Характерными для зимних условий являются циркуляционные процессы, определяющиеся взаимодействием азиатского максимума и алеутского минимума. Зимой над Тихим океаном располагается глубокий алеутский минимум, с которым связано образование на тихоокеанском полярном фронте и часто регенерирующих на охотском арктическом фронте циклонов. Траектории циклонов, как правило, пролегают через юг Охотского моря на Камчатку и далее в Берингово море, но некоторые циклоны проходят непосредственно через Охотское море в бассейны рек Пенжина и Анадырь. Эта интенсивная циклоническая деятельность обуславливает на северном побережье Охотского моря сильные ветры, снегопады, метели (Замош, 2006).

Применительно к северной части моря понятие о сезонах весьма условно. Весна и осень здесь кратковременны, временные границы их нечетки, размыты, поэтому целесообразно рассматривать лишь теплый и холодный периоды года. По термическому режиму в Охотском море различают годы «теплые», «промежуточные» и «холодные». Была установлена тесная взаимосвязь между колебаниями размера площади ядра холодного слоя в северной части моря летом и интенсивностью атмосферных процессов в зимний период. Подток теплых тихоокеанских вод в северную часть моря способствует сокращению площади ядра холодного слоя. Годы, в которые площади, занимаемые минимальными температурами на поверхности моря, малы, по гидрологическому режиму относятся к «теплому» типу лет. «Холодные» годы характеризуются значительными площадями, занятыми минимальными температурами холодного промежуточного слоя ($-1,7$ °С), его большой мощностью и сравнительно низкими горизонтальными градиентами температуры на поверхности.

Течения и особенности гидрологии. В залив из Охотского моря входит ветвь общего постоянного кругового течения, идущего против часовой стрелки. У п-ова Тайгонос эта ветвь разделяется на два потока, которые в виде противотечений идут вдоль обоих берегов залива в южном направлении. Скорости постоянных течений у входа в залив составляют 0,7–1,0 узел, а на остальной его акватории – они примерно в два раза меньше. Постоянные течения подавляются сильными приливно-отливными течениями. Амплитуда прилива и отлива в «вершине» Пенжинской губы достигает 11–12,5 м (Полутов, 1944), т. е. наибольшей величины для Охотского моря. Приливное течение идет на северо-восток, отливное – в обратном направлении. Приливы и отливы имеют неправильный суточный характер. Обычно наблюдается одна полная и одна малая вода в сутки, причем отлив продолжительнее прилива. Полная вода весной и летом бывает в ночное время, в августе – вечером.

Берега Гижигинской и Пенжинской губ возвышены, большей частью скалисты, лишь в северо-восточной части встречаются низменные песчаные участки у устьев рек. Глубины у входа в губы колеблются от 100 до 130 м. Грунт на глубине образован илом, вблизи берегов – песком и камнями. Пенжинская губа вдается в северо-восточную часть зал. Шелихова на 170 миль к северо-востоку между м. Тайгонос и м. Божедомова. На параллели 61°35' с. ш. двумя полуостровами губа резко суживается до 16–22 миль. Эта узость носит название «горла». Глубины во входе в губу – 80 м, по мере приближения к горлу они постепенно уменьшаются до 30 м. Грунт – камень и галька.

В зал. Шелихова в течение всего зимнего времени четко выражено высокоградиентное поле давления, формирующееся в результате взаимодействия Ленско-Колымского ядра высокого давления и алеутского минимума. Залив Шелихова, являющийся истоком дрейфовой циркуляции (Чернявский, 1981), – самый штормовой район моря, где повторяемость штормовых ветров северных направлений достигает 75–95 %.

В процессе циркуляции против часовой стрелки формируется береговая конвергенция с опусканием теплых поверхностных вод в летне-осенний период, и образуется сравнительно теплая полоса прибрежных вод шириной до 10–60 миль и до глубины 40–150 м (Чернявский, 1981). Значение этой зоны в жизни пелагических и донных организмов исключительно велико. Благодаря ей многие беспозвоночные и рыбы не только заселили исключительно суровые по океанологическим условиям районы, но и достигли в них высокой численности.

В пределах этой макроциркуляции существует несколько среднемасштабных циркуляций, в том числе в зал. Шелихова и в его «горле». Эти круговороты приводят к интенсивной вертикальной трансформации вод и имеют большое значение при формировании полей нагула, а также благоприятных участков для воспроизводства рыб.

Самая большая величина прилива (до 13 м) наблюдается в Пенжинской губе (м. Астрономический). Это наибольший прилив на побережье российских морей.

Важной гидрологической особенностью прибрежной зоны северного шельфа Охотского моря является приливное перемешивание. Правда, здесь этот процесс затруднен большой вертикальной устойчивостью вод из-за значительного материкового стока и предельно низких температур в подповерхностных слоях и поэтому происходит лишь на нескольких небольших участках: на шельфе полуостровов Кони и Пьягина, в горле зал. Шелихова и его вершине. В этих районах в теплый период года температура воды поверхностного слоя отличается меньшими значениями, а в подповерхностных слоях – отсутствием ядер холода с отрицательной температурой. Циклоническая циркуляция, существующая в северной части Охотского моря, способствует переносу вод в поверхностном слое из районов перемешивания за их пределы в виде холодных течений. Таким течением на шельфе Магаданской области является Ямское течение (Морошкин, 1964, 1966; Якунин, 1979).

К сожалению, в северной части моря массив данных инструментальных измерений течений очень мал, поэтому пространственно-временная циркуляция вод рассматривается на основе диагностических расчетов (Чернявский, 1981; Лучин, 1987). Структурные особенности поля течений, которые формируются под влиянием крупномасштабной и региональной атмосферной циркуляции, рельефа дна и конфигурации берегов, наконец, в результате взаимодействия систем течений, определяют самые разнообразные аспекты жизненного цикла гидробионтов и, следовательно, уровень биологической продуктивности (Дарницкий, Лучин, 1993, 1997; Аржанова, Налетова, 1999).

В северной половине моря система течений объединяется в циклонический круговорот. Составляющими этого круговорота являются Ямское и Северо-Охотское течения, Северо-Охотское противотечение и ветвь Западно-Камчатского течения, названная Срединным течением. Кроме этого, существует и система мезоциркуляции с масштабом в несколько сот километров, формирующаяся под влиянием конвергенции течений с берегом, рельефа дна,

контакта противоположно направленных потоков. В северо-восточной части моря такими течениями являются: антициклонический круговорот над северной частью впадины Дерюгина, циклоническая циркуляция в зал. Шелихова, циклоническая – южнее п-ова Лисянского и в зоне разделения Западно-Камчатского течения на Северную ветвь и Срединное течение. Судя по данным многолетних экспедиций ТИНРО, им принадлежит главная роль в формировании зон высокой концентрации планктона. Антициклонические вихри являются зонами механического накопления, благоприятными для выживания молоди гидробионтов на самых критических первоначальных стадиях жизни. Циклонические вихри являются частным случаем подъема вод, т. е. главным источником биогенов в эвфотическом слое Охотского моря в летний период.

Необходимо также отметить формирование микромасштабной циркуляции с масштабом несколько сот метров. Микрокруговороты весьма подвижны, образуются по динамическим причинам, главным образом из-за неравномерности скоростей течений по обе стороны от стрежня сильного устойчивого горизонтального потока, а также при контакте различных по свойствам водных масс на фронтальных разделах. Районами, где идет постоянное вихреобразование, являются зона контакта Ямского течения и ветвей Западно-Камчатского течения, а также зона конвергенции периферийных водных масс Северо-Охотского течения и его противотечения с водами Ямского течения, в результате чего в летний период образуется внутрискрустный гидрологический фронт в Притауйском районе.

В Притауйском районе происходит конвергенция ветви Западно-Камчатского течения, Ямского течения, прибрежных вод, что приводит к формированию фронта, играющего чрезвычайно важную роль в формировании зон высокой биологической продуктивности. Этот фронт – явление сезонного характера, контрастность сходящихся вод зависит от распреснения и степени радиационного прогрева. Он начинает формироваться в июне у п-ова Кони и наиболее резко выражен в период максимального прогрева, т. е. в августе–сентябре. В течение лета фронт постепенно смещается на запад в мористую часть шельфа. Главная его особенность – опускание вод в зоне схождения, которое обусловлено уплотнением при смешении водных масс. Дополнительным фактором, способствующим опусканию водных масс, является повышение уровня в районе схождения водных потоков. В периоды усиления течений интенсивность динамических явлений в зоне фронта увеличивается.

Вертикальная структура сходящихся вод принципиально отлична. Воды шельфа северной части Охотского моря имеют резко выраженную двухслойную структуру: верхний, прогретый до 11–13 °С, тонкий слой, который подстилается слоем зимнего остаточного охлаждения с экстремально низкой температурой (до –1,8 °С) и толщиной, превышающей первый слой в 5–8 раз. Оба слоя разделяет высокоградиентный (до нескольких градусов на метр) термоклин. В начале лета верхний однородный слой имеет толщину всего несколько метров, постепенно, в течение сезона, он развивается, но большой скачок плотности создает очень устойчивую стратификацию вод, препятствуя турбулентному перемешиванию между слоями. Это приводит к тому, что на шельфе в придонном слое «зимние» шельфовые воды с температурой от –1,0 до –1,8 °С сохраняются до следующей зимы, размываясь на периферии.

В то же время ямская водная масса, создающаяся путем приливной трансформации, слабо стратифицирована. Воды Ямского течения имеют развитый перемешанный слой, достигающий дна на глубинах до 100 м, т. е. вертикальные градиенты температуры и солености малы. Хорошее перемешивание до дна способствует поступлению в верхний эвфотический слой большого количества биогенных элементов в течение всего сезона.

Гидрологический фронт северной части Охотского моря является зоной высокой биологической продуктивности, которая, по-видимому, обусловлена концентрацией зоопланктона, приносимого ветвями течений на границу их схождения (Чернявский и др., 1981). Наличие в зоне фронта максимальных скоплений зоопланктона на большей глубине, чем на

окружающей акватории, – дополнительное доказательство преимущественного опускания вод. В отличие от других районов, здесь происходит постоянное восполнение количества зоопланктона в течение теплого периода путем переноса его течениями, что поддерживает биомассу на высоком уровне. Поэтому этот район является местом нагула многих ценных промысловых видов рыб. Зона максимальных концентраций бентоса в этой части Охотского моря почти в точности повторяет линию гидрологического фронта, находясь во внутренней части района антициклонического характера (Вакатов, 2008) .

Промежуточная охотоморская водная масса – это трансформированные тихоокеанские воды, которые на североохотский шельф приносятся с Западно-Камчатским течением и характеризуются повышенной соленостью и температурой по сравнению с водами самого шельфа.

Охлаждение поверхностных вод начинается после достижения максимума температуры в августе и обусловлено начинающейся перестройкой атмосферной циркуляции с летнего типа на зимний. Темпы охлаждения нарастают во второй половине сентября (Чернявский, 1981).

Ледовитость. Первый лед в северной части Охотского моря появляется во второй половине октября в некоторых закрытых бухтах. В конце октября–начале ноября наблюдается устойчивое льдообразование в Амурском лимане, Удской губе, заливах Академии и Тугурском. Затем постепенно заполняются все бухты северного побережья. В декабре-январе происходит интенсивное развитие ледового покрова в северной и западной частях моря. Максимум распространения ледового покрова наступает в первой половине марта. Чистая вода сохраняется примерно на 20 % площади в юго-восточной части моря. В суровые зимы льдом покрывается до 97 % моря. Лишь у Курильских островов сохраняется узкая полоса чистой воды. В мягкие зимы льдом покрывается около 60 % площади моря. С апреля кромка льда смещается к северу, ледовитость сокращается. К середине мая очищается более половины площади моря, у северо-западного побережья образуется обширная прибрежная полынья. Для июня характерно наличие отдельных пятен льда у северо-восточного Сахалина, вблизи Шантарских островов, вокруг п-ова Лисянского, в Ямской и Пенжинской губах. Окончательное очищение моря от льда происходит в июле. После суровых и ледовитых зим к юго-западу от Шантарских островов возможна встреча с полосами льда даже во второй половине августа. Дольше всего лед держится в западной части моря в Удской губе, у пос. Чумикан.

На протяжении второй-третьей недель льдообразования ледовый покров находится в стадии блинчатого льда сплоченностью 6–8 баллов. К концу ноября–началу декабря в северном и северо-западном районах его сплоченность повышается до 9–10 баллов. В конце декабря образуется Пенжинский и Сахалинский массивы с тонким однолетним белым льдом, который в последующем распространяется к югу, имея сплоченность до 10 баллов, сохраняется до начала марта. Дрейф льдов из зал. Шелихова происходит в западном–юго-западном направлении, почти строго на юг (Якунин, 1979).

ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА СЕЛЬДИ В РАЗЛИЧНЫХ УЧАСТКАХ АРЕАЛА И СЕЗОННЫЕ МИГРАЦИИ

Гижигинско-камчатская сельдь всю жизнь проводит, совершая протяженные нагульные, зимовальные и нерестовые миграции в прибрежной и шельфовой зонах (Науменко, 2001).

Как уже упоминалось ранее, эта сельдь распространена в северо-восточной и восточной частях Охотского моря. Ее основной ареал обитания – зал. Шелихова. В годы высокой численности область распространения расширяется на юг, охватывая западнокамчатский шельф, и на запад – в Притауйский и Ионо-Кашеваровский районы (рис. 4).

Нерестилища гижигинско-камчатской сельди находятся в северо-восточной части моря: основные расположены в Гижигинской губе зал. Шелихова, локальные – отмечаются по всему западному побережью Камчатки, самые крупные – в районах поселков Усть-Хайрюзово и Октябрьский (Правоторова, 1965а; Науменко, 2001; Смирнов, 2005б).

Районом нагула служит восточная часть Охотского моря (Правоторова, 1963; Четвергов и др., 2001). В 1950-е гг., в период высокой численности, гижигинско-камчатская сельдь в поисках корма совершала нагульные миграции далеко на юг, вплоть до северных Курильских островов и далее, огибая Камчатку, доходя в отдельные годы до Кроноцкого залива (Науменко, 2001).

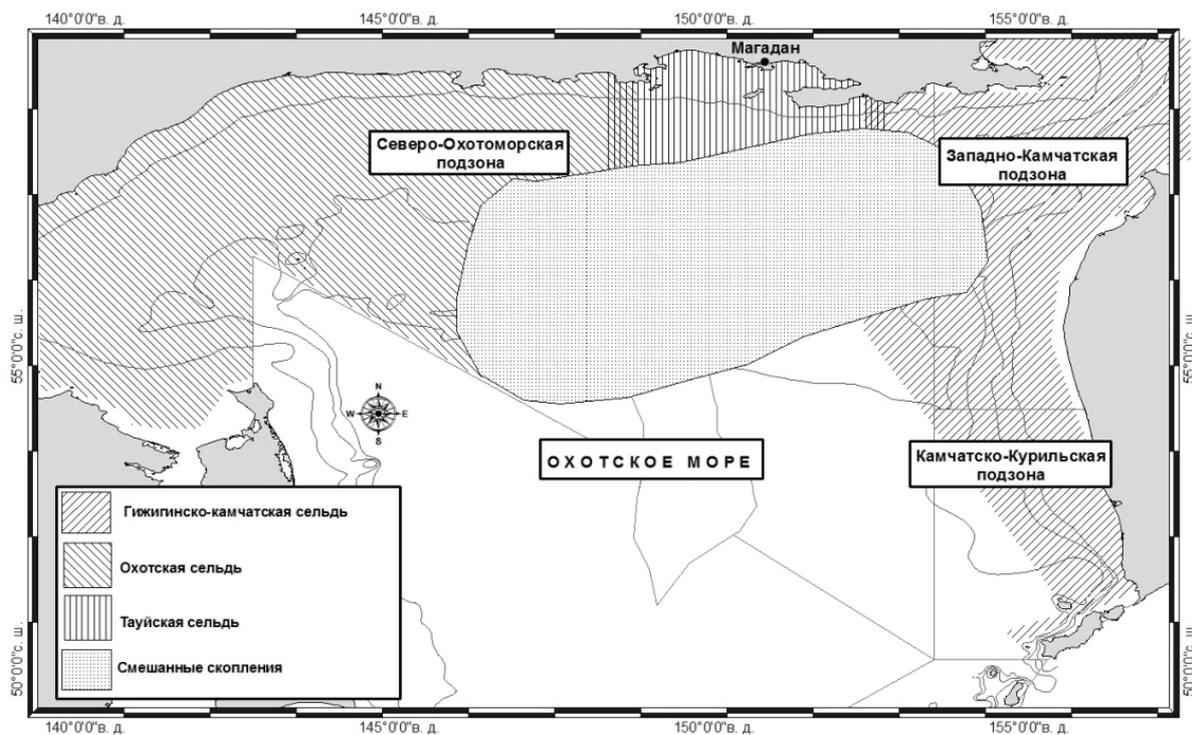


Рис. 4. Районы обитания сельдей северной части Охотского моря

В период депрессии (1978–1987) область распространения сельди сократилась до границ зал. Шелихова, а в ходе восстановления и роста численности (с 1988 г. по настоящее время) ее ареал увеличился к югу и западу.

Места зимовки гижигинско-камчатской сельди находятся в районе «горла» зал. Шелихова, над северными склонами впадины ТИПРО (Вышегородцев, 1994б). В середине апреля–начале мая основная часть половозрелой гижигинско-камчатской сельди совершает преднерестовую миграцию из мест зимовки к нерестилищам в Гижигинской губе.

Охотская сельдь, обитающая в северо-западной части Охотского моря, в период нагула в сентябре сосредотачивается севернее 58° с. ш., от Охотска до п-ова Кони с наибольшей концентрацией в районе «горла» Тауйской губы. Затем в октябре происходит сокращение

площади локализации ее скоплений с центром южнее островов Завьялова и Спафарьева. В ноябре начинается смещение скоплений к югу, в сторону свала глубин, и в декабре образуются зимовальные скопления в районе со средними координатами 57°30' с. ш., 149°00' в. д. (Тюрнин, 1975; Панфилов, 2004).

В последние годы у гижигинско-камчатской сельди некоторые авторы (Трофимов, 2002; Лобода, Мельников, 2004; Melnikov, Loboda, 2004) выделяют две группировки, имеющие близкие районы зимовки, но различающиеся по районам нереста и нагула. По их мнению, гижигинская группировка сельди занимает нерестилища вдоль северного побережья в Гижигинской губе. Отнерестившиеся рыбы и молодь старше 2 лет уходят на нагул в центральную и восточную части Притауйского района. Там гижигинско-камчатская сельдь образует смешанные скопления с охотской и тауйской сельдью.

Сельдь камчатской группировки в годы средней численности нерестится в районе от Пенжинской губы до пос. Усть-Хайрюзово. В годы высокой численности (1930-е и 1957–1958-е) ее нерестилища располагались до пос. Озерной. Молодь камчатской сельди нагуливается в юго-восточной части зал. Шелихова и у побережья Западной Камчатки, 3-летние и старшевозрастные рыбы – на шельфе западной Камчатки вплоть до самой южной части этого района. Осенью обе группировки сельди держатся в придонных слоях на глубинах 120–170 м, зимой (декабрь–март) смещаются на глубины 220–270 м северо-восточного склона впадины ТИНРО (Фигуркин, Смирнов, 2008а).

Годовики сельди в северной части Охотского моря весной рассредоточены на шельфе на глубинах 100–200 м и, по мере прогрева вод, мигрируют в прибрежье (Мельников, Воробьев, 2001; Горбатенко и др., 2004б).

После нереста и весеннего откорма в прибрежье взрослая сельдь отходит от берегов для нагула. Направление миграций зависит от гидрологического режима моря, распределения кормовых объектов и района нереста. В начальный период нагульных миграций (в июне–июле) сельдь движется в сторону повышения температуры воды, избегая холодных участков моря. В это время устойчивых концентраций она не образует.

В августе и позже, в период повсеместного прогрева воды во всей зоне обитания в диапазоне от 4 до 12 °С, температурный фактор на направлении движения сельди существенно не отражается. Зона с благоприятной для нагула сельди температурой воды в течение летне-осеннего периода изменяется примерно от 10 м глубины в июле и до 20–30 м в сентябре. В конце сентября–начале октября сельдь, продолжая нагул и группируясь в крупные косяки, отходит в открытые части моря к местам зимовки. Отдельные, более или менее многочисленные косяки сельди, у которой не завершено посленерестовое восстановление, продолжают питаться вблизи берегов и, если гидрологические условия благоприятствуют, задерживаются здесь до середины октября (Вакатов, 2008).

Общеизвестно, что для понимания особенностей экологии, объективного анализа результатов исследования размерно-весовой и половой структуры популяции, распределения по акватории важнейшее значение имеет знание миграционной активности вида. Кроме того, результаты исследования миграционной активности необходимы для разработки рекомендаций по оптимальному режиму эксплуатации ресурсов популяции.

Наблюдения прошлых лет за миграциями охотской сельди показали, что ведущими факторами для ее перемещений являются взаимосвязанные между собой температурные и кормовые условия (Чернявский, Харитонов, 1968; Вышегородцев, 1973). Изменение условий обитания (перестройка климато-океанологических процессов в северной части Тихого океана) и рост численности (Шунтов, 1998) привели к увеличению протяженности нагульных миграций и продолжительности периода откорма гижигинско-камчатской сельди. Перераспределение сельди между западными и восточными районами северной части Охотского моря показывают и материалы экспедиций ТИНРО-центра в 2002–2006 гг. (Лобода, 2007).

До 1950-х гг. существовало мнение, что взрослая тихоокеанская сельдь значительных миграций не совершает, перемещается в пределах ограниченного пространства, преимущественно от берегов в море и обратно (Световидов, 1952a). Сельдь из района Гижигинской губы также считалась узлокализированной формой, обитающей в заливе (Кагановский, Полутов, 1950). В 1955–1957 гг. нагульные скопления сельди у западного побережья Камчатки начали активно облавливаться флотом. Был установлен сходный возрастной состав косяков нагульной сельди в районе Западной Камчатки и нерестовой сельди Гижигинской губы. На основании этого было высказано предположение о том, что в обоих районах облавливается одна и та же сельдь (Правоторова, 1963), т. е. оказалось, что гижигинско-камчатская сельдь может совершать протяженные миграции от мест нереста в районы нагула и зимовки.

В целях изучения этого вопроса Мо ТИНРО было начато мечение сельди. Проведенные в 1958–1968 гг. Мо ТИНРО работы по мечению сельди показали, что помеченные весной в Гижигинской губе особи гижигинско-камчатской сельди в различные периоды (с июня по декабрь) были обнаружены как в этой губе (повторно пришедшими на нерест), так и в Притауйском районе, южнее п-ова Кони, а также в восточной части Охотского моря и – даже с океанской стороны о-ва Парамушир и у м. Шипунский в Кроноцком заливе (рис 5).

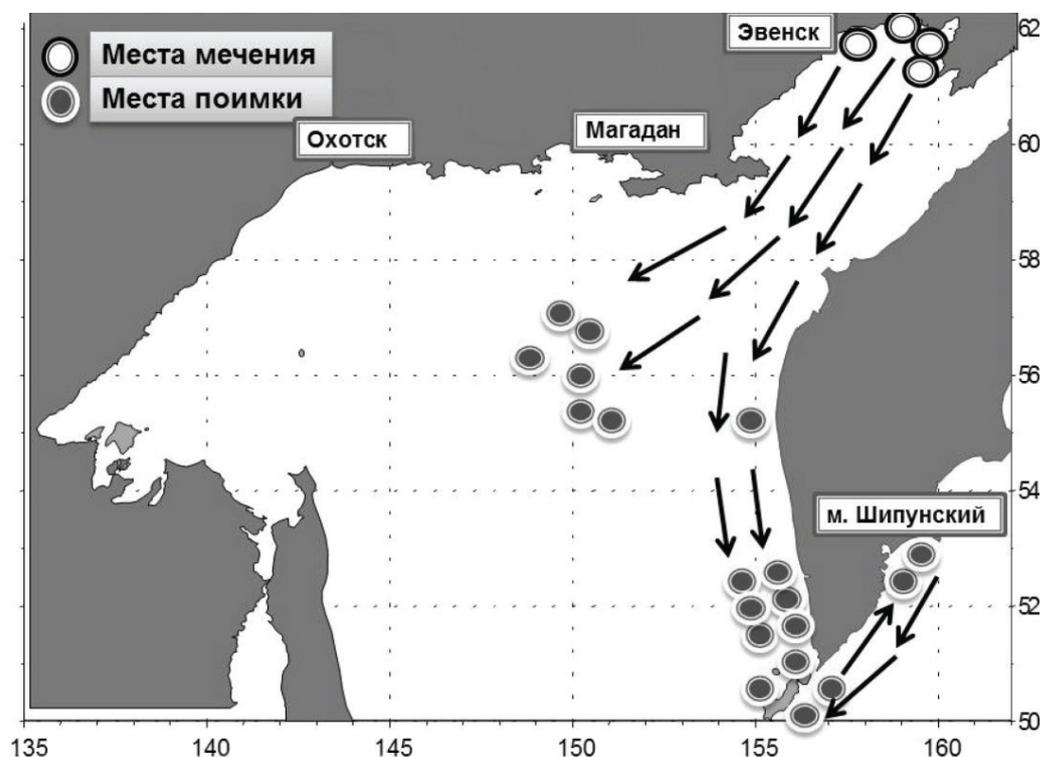


Рис. 5. Схема миграций сельди из Гижигинской губы в районы нагула, по результатам мечения 1958–1968 гг. (по: Правоторова, 1971)

Ежегодно процедура мечения проходила так: отсаживали около 1 тыс. экз. сельди, пойманной в ставные или кошельковые невода, в специальные садки (2×2×2 м) или в транспортировочную сетную раму. Сельдь находилась в них не более 6 ч. Затем около 10 экз. сачком переносили в ведро с водой, откуда они поштучно вынимались рукой и помещались в деревянный лоток, помещенный в таз с водой. Метка крепилась в 1,5–2 см спереди от спинного плавника и 1 см от вершины спины. Крепеж – нихромовая проволока, либо, позднее, – леска. Крючки-булавки, применяемые в первые годы, не давали возврата и перестали применяться. Виды меток – гидростатические или навесные красные пластинчатые.

Гидростатическая метка представляла из себя голубой пластиковый цилиндр длиной 3,5 см и диаметром 0,6 см с номером и запаянным внутри письмом, где была изложена просьба отослать метку в институт (указан подробный адрес), сообщив, когда, где и чем поймана рыба и ее длину от конца рыла до развилки хвоста.

Краткие итоги работ того периода следующие: в год метилось от 100 до 6 тыс. экз., общее количество составило 22 тыс. 996 экз. Общий возврат составил 1,29 %, т. е. 297 экз., в том числе на нерестилищах – 264 экз., на нагуле – 31 экз., район неизвестен – 31 экз. Большая часть меченых рыб была обнаружена не в момент поимки, а в местах потребления соленой бочковой сельди, в различных городах СССР, в столовых общественного питания и воинских частей. В ходе последующей переписки ученые Мо ТИНРО запрашивали информацию, помещенную на трафарете бочки и таким образом узнавали о районе и времени поимки сельди.

Таким образом, гижигинско-камчатская сельдь, преодолевая расстояние более 1,5 тыс. км от мест нереста в Гижигинской губе зал. Шелихова до Кроноцкого залива на восточной Камчатке (Полутов, Васильев, 1959), является рекордсменом среди всех дальневосточных сельдей по протяженности миграций (Науменко, 2001).

С начала 1970-х гг., в связи со снижением численности популяции, кормовой базы в зал. Шелихова для оставшихся рыб, очевидно, было достаточно, и ее перемещения ограничивались пределами этого залива.

Вопрос о миграциях гижигинско-камчатской сельди вновь стал актуальным со второй половины 1990-х гг., когда ее численность повысилась и началось расширение нагульной части ареала на запад, где наблюдается образование смешанных скоплений гижигинско-камчатской, охотской и тауйской сельдей (Семенистых, Смирнов, 2002; Чернышев и др., 2002; Мельников, 2005; Смирнов, 2008б). По данным 2008 г. в восточной части Северо-Охотморской подзоны, в районе, ограниченном координатами 55°05'– 55°51' с. ш. и 148°49' – 150°44' в. д. доля сельди в возрасте 5–9 лет с явными признаками гижигинско-камчатской сельди в смешанных скоплениях составила не менее 32 % (Смирнов, 2009з). Предполагается наличие гижигинско-камчатской сельди даже у берегов северо-восточного Сахалина (Пушникова, Ившина, 1998).

Наблюдается увеличение нагульных миграций и на юг: сельдь начала встречаться в качестве прилова при промысле лосося в юго-восточной части Охотского моря. Так, в июне 1995 г. с охотморской стороны северных Курильских островов при работах по изучению лососей в морской период их жизни в уловах дрейфтерных сетей присутствовала сельдь (Ковтун, 1998).

16 июня 2000 г., при аналогичных работах в районе северо-западнее м. Лопатка, в координатах 51°05' с. ш. и 153°12' в. д., сотрудником ФГУП «МагаданНИРО» А.Ю. Рогатных наблюдался прилов сельди, причем особи были уже отнерестившиеся. Собранные материалы были любезно предоставлены для обработки и анализа автору настоящей работы, за что он выражает свою искреннюю признательность. Отметим, что в 2000 г. нерест гижигинско-камчатской сельди на основных нерестилищах, расположенных в Гижигинской губе зал. Шелихова, проходил с 20 мая по 6 июня, в районе пос. Усть-Хайрюзово, согласно данным авиаучета А.А. Бонка (ФГУП «КамчатНИРО») – 22 мая; нерест охотской сельди на участке от Ейринейской губы до зал. Аян отмечен с 15 мая по 15 июня, в окрестностях Магадана – с 15 по 30 мая. По неопубликованным данным Е.П. Правоторовой (1971), расчетная средняя скорость движения отнерестившейся сельди к местам нагула в 1958–1968 гг. составляла 15,0–16,9 миль/сутки. Следовательно, в район, где поймана сельдь, не могли мигрировать особи из района Охотска (им на это потребовалось бы около 40–45 дней), Магадана (33–37 дней) и Эвенска (44–50 дней). Вероятнее всего, половозрелые особи из исследуемой пробы отнерестились на западном побережье Камчатки, возможно, в районе пос. Усть-Хайрюзово, откуда они за 24–27 дней могли сместиться в исследуемый район. У пос. Озерновский в 1930–1940-е гг. и в 1999 г. сотрудниками ФГУП «КамчатНИРО» неоднократно отмечалась нерестовая сельдь (Смирнов, 2002а).

Следует отметить, что по числу лучей в спинном, грудном, брюшном и анальном плавниках выловленная нами в 1999–2000 гг. сельдь из юго-восточной части Охотского моря имела большее сходство с особями гижигинско-камчатской популяции (табл. 3). Появление сельди в этом районе можно трактовать как восстановление района нагула гижигинско-камчатской сельди в границах 1950-х гг., либо с меньшей степенью вероятности, как расширение области нагула охотской популяции на юг (Шунтов, 1996). И.А. Пискунов (1955) предполагал, что нагульная сельдь, обитающая у юго-западной Камчатки и северных Курильских островов, образует особое стадо, которое нерестится в южных районах восточной Камчатки, и по возрастному составу, а также характеру темпа роста, близко к сельди зал. Анапка.

Однако малое количество собранного материала и отсутствие данных по всему комплексу морфометрических измерений не позволяют с полной уверенностью определить популяционную принадлежность сельди, пойманной в юго-восточной части Охотского моря (Смирнов, 2002а).

Отмечается расширение и нерестовой части ареала: у северо-западной Камчатки местными рыбаками в последние годы наблюдались выброшенные на берег водоросли с отложенной на них икрой сельди и уловы сельди с «текучими» половыми продуктами. Сотрудниками ФГУП «КамчатНИРО» в 1999–2001 гг. были проведены специализированные наблюдения за нерестовыми подходами сельди в районе пос. Усть-Хайрюзово, вблизи устьев р. Хайрюзовой и Японки (Трофимов, 2004).

Таблица 3

Число лучей в плавниках у сельди из различных районов Охотского моря*

Показатель	1999 г.				2000 г.	
	Гижигинско-камчатская сельдь (97 экз.)		Сельдь Тауйской губы (60 экз.)		Сельдь юго-восточной части Охотского моря (20 экз.)	
	Lim	M±	Lim	M±	Lim	M±
Лучей в спинном плавнике	16,0–18,0	17,2±0,07	18,0–19,0	18,9±0,04	16,0–19,0	17,5±0,21
Лучей в грудном плавнике	15,0–17,0	16,3±0,06	16,0–18,0	17,0±0,04	15,0–19,0	16,4±0,27
Лучей в анальном плавнике	15,0–18,0	16,1±0,09	15,0–17,0	16,0±0,03	15,0–18,0	15,9±0,21
Лучей в брюшном плавнике	8,0–10,0	9,0±0,02	8,0–10,0	9,0±0,02	8,0–9,0	8,70±0,11

*Lim – предел колебаний, M± – средняя и ошибка средней.

Поэтому нами в 1999–2001 гг. были возобновлены работы по мечению в целях определения степени смешиваемости охотской, тауйской и гижигинско-камчатской сельди в районах нагула, а также для уточнения путей миграций к местам нереста, откорма и зимовки. Мечение проводилось в районе пос. Эвенск (центральные нерестилища). Пластиковые метки закреплялись с помощью специального пистолета японского производства в 2–3 см перед спинным плавником или за ним. Работы проводились с сельдью, пойманной ставным неводом.

Рыба из сетной транспортировочной рамы, привязанной к неводу, доставалась сачком и поштучно помещалась в пластмассовый таз с морской водой. Нахождение на воздухе, включая прикрепление метки, занимало 3–5 с, после чего сельдь немедленно выпускалась в море.

Метка состояла из треугольника красного (в 1999 г.), желтого (в 2000 г.) и белого (в 2001 г.) цветов, без надписей, с длиной стороны 1 см и капроновой лески того же цвета, что и метка, диаметром 0,08 см, длиной 1,4 см.

За 3 года всего было помечено 2900 экз. сельди, из них у 500 экз. на леску дополнительно надевались гидростатические метки, оставшиеся от проводимого мечения в 1960-х гг.

Ни одной особи с метками повторно поймано не было. Вероятно, это произошло потому, что изменились способ обработки продукции и рынок сбыта. Ранее, в 1950–1970 гг., сельдь солили в бочках для потребления на внутреннем рынке. С начала 1990-х гг. большую часть выловленной нерестовой сельди в замороженном виде отправляют на рынки юго-восточной Азии. Понятно, что возврат меток из этих районов весьма проблематичен.

В нагульный период вылов сельди в Западно-Камчатской подзоне, начиная с конца 1990-х гг., был крайне незначителен. В то же время в ходе промысла в Северо-Охотоморской подзоне в Притауйском и ИONO-Кашеваровском районах в уловах регулярно встречались крупноразмерные рыбы старших возрастов. Такие особи не были отмечены на нерестилищах охотской и тауйской сельди, но были нередки в районах нереста гижигинско-камчатской сельди, откуда, видимо, они и совершали кормовые миграции на запад.

Для определения доли сельди каждого из стад (гижигинско-камчатской, охотской и тауйской) в смешанных нагульных скоплениях в последние годы был применен и метод генетической дифференциации. По материалам, собранным на нерестилищах в 2005 г., с использованием метода RAPD-гибридизации сделана попытка определить показатели, присущие только сельди конкретного стада, чтобы затем с их помощью дифференцировать сельдь в смешанных скоплениях. Обнаружены высокодостоверная дифференциация перечисленных группировок, высокое генетическое разнообразие в каждой из них и наличие локусов, предположительно не являющихся нейтральными. При рассмотрении подразделенности выборки, как и следовало ожидать, охотская и гижигинско-камчатская выборки оказались друг от друга наиболее далеко. Тауйская же группировка была вдвое ближе к гижигинско-камчатской, чем к охотской (Лапинский и др., 2006; Лапинский и др., 2008).

Впервые проведен анализ изменчивости микросателлитных локусов *Cpa110*, *Cpa113*, *Cpa4*, *Cpa7* у тихоокеанских малопозвонковых сельдей из Белого (*C. pallasii marisalbi*), Карского (*C. pallasii suworowi*), Охотского морей и озера Нерпичье Камчатского залива северо-западной части Тихого океана (*C. pallasii pallasii*). Все локусы демонстрируют высокий уровень генетического разнообразия, оценки ожидаемой гетерозиготности варьируют от 41,5 до 95,6 % (средняя 82 %). Уровень попарной генетической дифференциации F_{st} по всем микросателлитным локусам изменялся от 0,005 до 0,076 (в среднем 0,019) и был достоверно ($p < 0,05$) значим в большинстве пар сравнения между выборками сельдей. Оценки генетической дифференциации среди сельдей одного подвида меньше, чем между группировками, относящимися к разным подвидам (Семенова и др., 2012, 2013). Другие исследователи также обнаружили генетические различия у группировок сельдей Тихого океана (Sugaya et al., 2008).

И.Г. Рыбникова с соавторами (1998) на основании изучения размерно-возрастной структуры, темпа роста и полиморфизма 6–8 белковых локусов в 24 выборках показала, что в присахалинских водах обитают три экологические группы сельди: океаническая, морская и озерная, у которых в районах воспроизводства имеет место обмен генами.

Другие авторы отмечают слабую внутривидовую дифференциацию у тихоокеанских сельдей и предполагают, что для обнаружения генетической дифференциации у сельди, имеющей большой эффективный размер популяции, необходим анализ выборок большого объема (Wildes et al., 2011).

В.В. Горбачев (2010, 2012), на основании параметров молекулярной изменчивости контрольного региона митохондриальной ДНК, считает, что в Охотском море наблюдается генетическая однородность сельдей. Он полагает, что основной причиной, нивелирующей внутривидовую структуру сельди в Охотском море, является поток генов (обмен мигрантами). Способность тихоокеанских сельдей к протяженным нагульным и нерестовым миграциям (Нау et al., 2001) косвенно подтверждает выводы автора о значительной роли потока генов в формировании популяционно-генетической структуры сельдей Охотского моря. Однако мы считаем, что генетическая однородность в данном случае может быть обусловлена малой выборкой, несовершенством или низкой разрешающей способностью метода.

Обобщая вышесказанное, можно сделать заключение, что, в зависимости от уровня численности популяции, гижигинско-камчатская сельдь совершает различные по протяженности миграции. В период низкого уровня запасов ее перемещения происходят только в рамках зал. Шелихова. В период высокого уровня запасов, видимо, в поисках корма, протяженность нагульных миграций увеличивается: на юге она спускается до Курильских островов, на западе – образует смешанные нагульные скопления с охотской и тауйской сельдью, доходя до северо-восточного Сахалина.

Интересно отметить, что в последние годы произошло изменение пассивных миграций сельди (переноса личинок). Так, в результате комплексной съемки Тауйской губы в июне 2009 г., были обнаружены скопления личинок сельди. Частота встречаемости личинок составила 26,3%, численность – в среднем 0,07 экз./м³. Наибольшая плотность их наблюдалась в восточной части губы, где достигала в среднем 0,16 экз./м³, максимальный результат был отмечен в зал. Одян – 0,94 экз./м³ (6 экз./пробу) и в центре циклонического круговорота – 0,85 экз./м³ (22 экз./пробу). Частота встречаемости в восточной части района составила 45,5 %. В центральной части губы был пойман лишь один экземпляр сельди, в западной части личинки сельди были встречены на трех станциях (Смирнов, 2010б).

В 2009 г. в Тауйской губе в схеме течений появились новые особенности. Усилился заток вод Ямского течения в Тауйскую губу через Ольский пролив. Таким образом, течения должны были препятствовать проникновению личинок с нерестилищ тауйской сельди в восточную часть Тауйской губы, что противоречит полученным нами данным по их распределению. Видимо, найденные нами личинки были занесены ветвью Ямского течения в Тауйскую губу с западных нерестилищ гижигинско-камчатской сельди (Vakatov et al., 2010). Вероятно, глобальное потепление, наблюдаемое в последние годы, в том числе и в северной части Охотского моря, привело к изменению направлений и силы течений в этом районе, что, в свою очередь, в рассматриваемом случае изменило схему пассивных миграций личинок сельди (Smirnov, Vakatov, 2010).

ВОЗРАСТНОЙ СОСТАВ НЕРЕСТОВОЙ ЧАСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Соотношение тех или иных возрастных групп позволяет сделать предварительные выводы о текущем состоянии популяции рыб, влиянии на нее природных и антропогенных факторов. Омоложение нерестовой части популяции, нестабильная возрастная структура, неурожайные поколения могут свидетельствовать о неблагоприятных процессах, выяснение причин которых является приоритетным направлением исследований.

В течение проанализированного периода наблюдений (1978–2010) половозрелая часть популяции гижигинско-камчатской сельди состояла из рыб в возрасте от 3 до 16 лет, но рыбы крайних возрастов были представлены в исследованных выборках не всегда (см. табл. 1 Приложения на с. 158).

Участие в нересте трехгодовиков наблюдалось не каждый год, их доля от общего количества половозрелых рыб колебалась от 0,1 % в 1982, 1987, 1995, 2002 гг. до 7,7 % в 2009 г., составляя в среднем 0,3 %. Сельдь в возрасте 4 полных лет встречалась на нерестилищах ежегодно. Хотя в среднем численность рыб этой группы была невелика (5,7 %), в отдельные годы ее доля варьировала от 0,1 (1984) до 27,8 % (2008).

Основу нерестовой части популяции составляли особи в возрасте от 5 до 10 лет (79 %) с модальной группой 8 лет (15,1 %), при колебаниях от 3,8 (1990) до 32,1 % (2002). Старшевозрастные рыбы (11 лет и более) составляли 15 % (Смирнов, 2012*д*). Средний возраст нерестовой гижигинско-камчатской сельди за весь период наблюдений составил 8,1 года, изменяясь в отдельные нерестовые сезоны от 6 (1978) до 10 лет (1984). В различные периоды численности популяции ее средний возраст увеличивался от 8 (период депрессии) до 8,4 года (период восстановления) и вновь снижался до 8 лет (период стабилизации).

При сравнении данных за 1947–1976 гг., приводимых в работе Н.И. Науменко (1998), с рассматриваемыми нами периодами (1978–1987, 1988–1997 и 1998–2010), можно отметить, что модальный возрастной класс производителей сельди снизился от 6-годовиков к 5-годовикам (период депрессии), а затем увеличился до 7 (период восстановления) и даже 9 полных лет (период стабилизации), причем с возрастанием их доли в общем составе в рассматриваемый нами период от 14,2 до 17,9 %. Наблюдавшееся в 1947–1976 гг. доминирование 4–8-годовалых рыб сменилось преобладанием 5–11-годовалых рыб в периоды депрессии и восстановления численности и 5–10-годовиков в период стабилизации запасов (табл. 4).

Наблюдалось снижение доли младшевозрастных рыб (3–5 лет) с 22,8 % в период депрессии до 17,4 % в период восстановления и 13,4 % в период стабилизации запаса (см. табл. 4). Количество рыб среднего возраста (6–8 лет), напротив, увеличилось с 33 % в 1978–1987 гг. до 39 % в 1988–1997 гг. и 43,3 % в 1998–2010 гг. Такое соотношение возрастных групп, видимо, свидетельствует о том, что, начиная с 1998 г., в пополнениях отсутствовали высокоурожайные поколения. Доля 9–10-леток сначала снижалась с 24,4 % (период депрессии) до 17,5 % (период восстановления), а затем возрастала до 33,3 % (период стабилизации и роста). Доля 12–16-леток, если брать их суммарную величину, в период восстановления увеличилась почти вдвое, по сравнению с периодом депрессии (от 9,2 до 18 %), а затем, в период стабилизации, резко уменьшилась до 3,4 %. Численность рыб в возрасте 11 лет снизилась с 10,6 до 6,5%.

Общая доля старшевозрастных рыб (9–16 лет) по периодам колебалась незначительно: от 44,2 % в период депрессии до 43,6 % на этапе восстановления и 43,2 % в период стабилизации.

Соотношение возрастных групп, слагающих нерестовую часть популяции, ежегодно менялось. Обычно в течение нескольких сезонов преобладали поколения с более высокой численностью – «урожайные». Возникновению урожайных поколений, как правило, способствует наличие благоприятных факторов среды (невысокая ледовитость моря в преднерестовый период, ранний прогрев прибрежных вод, отсутствие штормов во время нереста и т. д.), которые повышают выживаемость потомства.

**Возрастной состав нерестовой гижигинско-камчатской сельди
в различные периоды состояния запаса, %**

Годы	Возраст, лет																Экз.	Средний возраст, лет
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16				
1947–1976*	0,7	12,2	17,9	23,0	20,6	11,9	6,2	3,4	1,5	1,3	1,0	0,2	0,1	–	нет данных	6,6		
1978–1987	0,1	8,5	14,2	10,0	12,1	10,9	11,2	13,2	10,6	4,9	2,2	1,5	0,4	0,2	10423	8,0		
1988–1997	0,1	3,9	13,4	13,2	14,6	11,2	9,4	8,1	8,1	7,3	5,8	2,6	1,8	0,5	12485	8,4		
1998–2010	0,4	5,4	7,6	11,3	14,3	17,7	17,9	15,4	6,5	2,2	0,8	0,2	0,1	0,1	36341	8,0		
1978–2010	0,3	5,7	10,1	11,6	14,0	15,1	14,9	13,4	7,5	3,7	2,1	1,0	0,5	0,1	59249	8,1		

*По данным Н.И. Науменко, 1998.

И.Б. Бирману (1973) удалось показать, что наиболее высокоурожайные поколения гижигинско-камчатской сельди появлялись между максимумами и минимумами солнечной активности.

Для охотской сельди в период до депрессии запаса урожайные поколения появлялись при среднем возрасте производителей 5,7 лет, а неурожайные – 7,2 лет, в период восстановления запаса – в возрасте 5,8 и 6,9 лет, соответственно. Однако в настоящее время как урожайные, так и неурожайные поколения формируются при среднем возрасте 7,4 года (Панфилов, 2010).

На протяжении последних лет нами применяется условная оценка численности поколений по трехранговой градации урожайности: высокоурожайные – свыше 300 млн. особей в возрасте наступления максимальной численности, среднеурожайные – 100–300 млн. особей, неурожайные – менее 100 млн. особей (табл. 5). К сожалению, в настоящее время мощность урожайных поколений после депрессии остается пока на порядок ниже, чем до нее (Смирнов, 2005а).

Таблица 5

**Численность поколений гижигинско-камчатской сельди
1971–2007 гг. рождения в нерестовом запасе, млн. экз.**

Урожайность поколений	Численность поколения в возрасте достижения им максимума	Общая численность поколения
Высокая	619	2292
Средняя	215	1027
Низкая	97	571

Сравнивая количество возрастных групп нерестовой гижигинско-камчатской сельди, доминировавших в 1947–1976 гг. (Науменко, 1998) и в 1978–2010 гг. (наши данные), видно, что в первый из этих периодов чаще преобладали рыбы одной возрастной категории, а во второй – доминировали две возрастные группы (табл. 6). Видимо, число урожайных поколений в рассматриваемый нами период уменьшилось. Как и у других северных стад сельди, в частности, охотской (Тюрнин, 1975) и корфо-карагинской (Науменко, 2001), колебания количества возрастных групп в нерестовой части популяции гижигинско-камчатской сельди связаны с изменением продолжительности жизни рыб, т. е. с максимальным возрастом. Динамика изменений максимального возраста рыб служит надежным индикатором степени эксплуатации запасов – чрезмерно эксплуатируемая популяция имеет более короткий возрастной ряд (Науменко, 2001).

Таблица 6

**Распределение числа возрастных групп, доминирующих в уловах
нерестовой гижигинско-камчатской сельди в различные периоды, %**

Годы	Число доминирующих возрастных групп				Источник
	1	2	3	нет	
1947–1976	38	8	22	32	Науменко, 1998
1978–2010	21	42	27	9	Наши данные

В период с 1978 по 1980 г. предельный возраст особей нерестовой гижигинско-камчатской сельди по годам наблюдений снизился с 14 до 12 лет, затем, к середине 1980-х гг., он вырос до 16 лет. К концу 1980-х гг. этот показатель вновь несколько снизился (до 15 лет), затем, после очередного увеличения в 1991–1997 гг. до 16 лет, наблюдалось снижение максимального возраста до 15 лет (2007), 14 лет (2008) и даже 13 лет (2009, 2010). Средний возраст за последние 33 года в большинстве случаев изменялся практически синхронно максимальному (рис. 6).

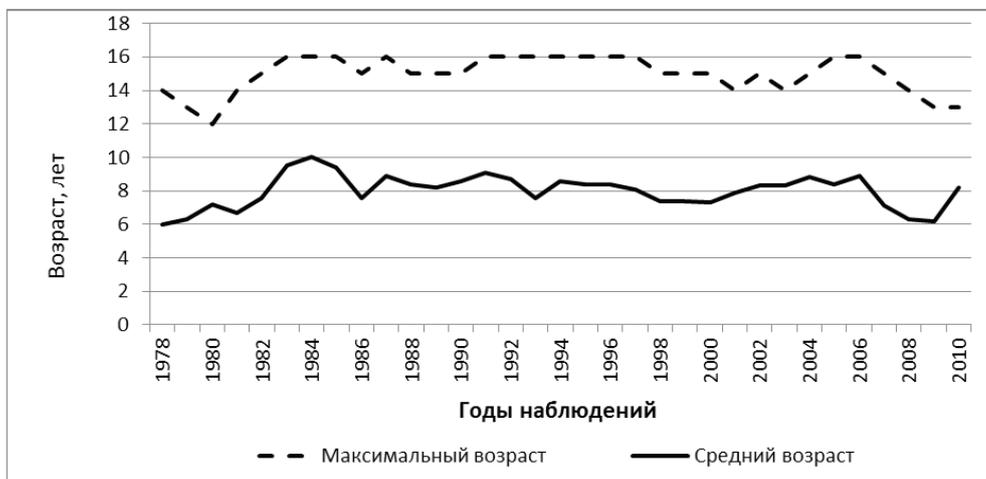


Рис. 6. Средний и максимальный возраст нерестовой гижигинско-камчатской сельди (1978–2010)

На рис. 7 видно, что изменения продолжительности жизни поколений сельди 1966–1997 гг. рождений происходили без определенной закономерности. Минимальный за весь период наблюдений возраст отмечен у поколений 1966, 1995–1997 годов рождений (13 лет). Особи 1967–1969, 1976–1981, 1984 и 1989 годов рождений имели максимальную продолжительность жизни 16 лет. У поколений 1970–1975, 1982, 1983, 1985, 1987, 1990–1992 годов рождений самые старые рыбы достигали возраста 15 лет, а у поколений 1986, 1988, 1993 и 1994 годов рождений – 14 лет. Возможно, определенная тенденция к снижению максимального возраста поколений в последние годы связана с тем, что значительное количество гижигинско-камчатской сельди нагуливается в Притауйском и Ионо-Кашеваровском районах (Смирнов, 2010а), где вылавливается в ходе осеннего промысла нагульной сельди в смешанных с охотской сельдью скоплениях.

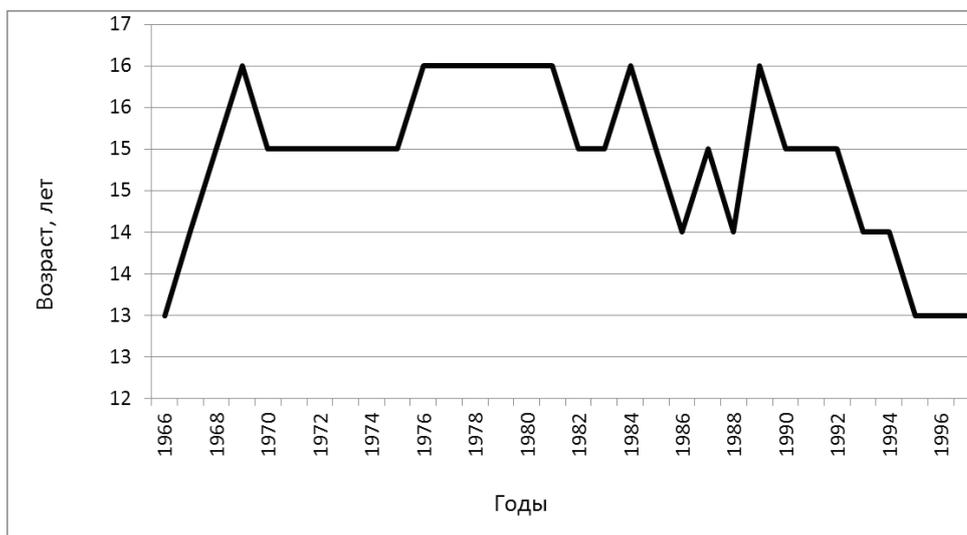


Рис. 7. Максимальный возраст нерестовой гижигинско-камчатской сельди по поколениям 1966–1997 годов рождений

Интересно отметить, что, если рассматривать максимальную продолжительность жизни с точки зрения урожайности поколений, то высокоурожайные поколения жили в среднем 14,7 лет, среднеурожайные – 15 лет, а низкоурожайные – 15,6 лет.

Проанализированные нами материалы позволяют сделать вывод о том, что в рассматриваемый период низкая степень промысловой нагрузки не оказывала существенного влияния на состояние популяции гижигинско-камчатской сельди (Смирнов, 2005*в*). Об этом свидетельствуют наличие протяженного возрастного ряда и незначительные межгодовые колебания средних показателей возраста. Вступление с 2007 г. в нерестовый запас в массовом количестве созревших особей урожайных поколений 2003–2004 гг. рождения привело к снижению среднего возраста на протяжении 3 лет и способствует расширенному воспроизводству популяции, а следовательно, и росту ее запасов. Как будет рассмотрено далее, в главе «Промысел гижигинско-камчатской сельди и рекомендации по рациональной эксплуатации ее запасов», с 2012 г. освоение запасов сельди этого стада увеличилось в связи с обоснованным ФГУП «МагаданНИРО» изменением режима ее эксплуатации. Поэтому мы сочли необходимым проанализировать изменения возрастного состава производителей гижигинско-камчатской сельди, так как соотношение тех или иных возрастных групп позволяет сделать предварительные выводы о текущем состоянии популяции и влиянии на нее различных факторов, в частности, промысла.

Для того чтобы оценить, повлиял ли масштабный морской промысел в преднерестовый период на возрастной состав половозрелой части стада гижигинско-камчатской сельди, мы сравнили данные за 1998–2011 гг., когда вылов в январе–апреле составлял 0,1–3,1 % от рекомендованного годового изъятия, и за 2012–2013 гг., когда было выловлено, соответственно, 43,6 и 100 % возможного вылова.

Возрастной состав изменился: если в первом рассматриваемом периоде доля рыб в возрасте 3–5 лет составляла 13,1 %, то в 2012–2013 гг. она снизилась до 3,1 %. Количество рыб среднего возраста в годы масштабного промысла (2012–2013 гг.) снизилось на 4,8 %, по сравнению с периодом, когда вылов был незначителен (1998–2011). Доля старшевозрастных рыб (7–16 лет), напротив, увеличилась на 14,8 %. Уменьшение доли рыб младших возрастов в годы интенсивного лова, по нашему мнению, произошло не из-за перелова, так как значительная часть этих рыб имеет длину тела менее промысловой меры, не подходит для выпуска качественной продукции, следовательно, промысловые суда не заинтересованы в их вылове и избегают районов с повышенной концентрацией молоди. На снижение доли рыб этих возрастов повлияло то, что в последние 2 года в пополнении нерестового запаса отсутствовали высокоурожайные поколения.

Известно (Науменко, 2001; Смирнов, 2009*г*), что надежным индикатором степени эксплуатации запасов биоресурса служит динамика изменений максимального возраста рыб: интенсивно эксплуатируемая популяция имеет более короткий возрастной ряд. По нашим данным, предельный возраст особей нерестовой гижигинско-камчатской сельди в 1998–2011 гг. колебался от 13 до 16 лет, составляя в среднем 13,9 лет. В годы интенсивного промысла (2012–2013) этот показатель не изменился.

Таким образом, несмотря на изменения в соотношениях возрастных групп в нерестовой части стада гижигинско-камчатской сельди, промысел в 2012–2013 гг., по нашим данным, не оказал существенного влияния на состояние ее популяции (Смирнов, 2013*з*).

ДЛИНА ТЕЛА, ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ И ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ НЕРЕСТОВОЙ СЕЛЬДИ

Длина тела. Половозрелая часть гижигинско-камчатской популяции сельди в 1978–2010 гг. состояла из рыб, имевших длину тела 16,0–37,2 см по Смитту (см. табл. 2 Приложения на с. 159).

Средняя длина рыб в период депрессии запаса составила 28,6 см, в период восстановления – 28,8 см, в период стабилизации и роста – 27,7 см и в среднем – 28,3 см (табл. 7).

У гижигинско-камчатской нерестовой сельди доля мелкоразмерных особей, т. е. менее промысловой меры (24 см по промысловой длине, что примерно соответствует 25,2 см по Смитту (Смирнов, 2006а), в период восстановления возросла с 14 до 17 %, а в период стабилизации снизилась до 15 %. Количество рыб среднего размера (26–29 см по Смитту), уменьшившись с 46 до 42 % во втором периоде, в третьем периоде возросло до 59 %. Доля крупноразмерных рыб в структуре популяции в период стабилизации по сравнению с периодом депрессии снизилась – с 40 до 25 %. Если брать последние годы, то их доля увеличивалась с 21 % в 2002 г. до 51 % в 2006 г. и лишь вступление в 2007 г. в нерестовой запас в массовом количестве пополнения, привело в 2008 г. к уменьшению доли крупных рыб до 3 % от подходов, однако в дальнейшем этот показатель увеличился до 11,3 % в 2009 г. и 38,8 % в 2010 г.

У гижигинско-камчатской нерестовой сельди преобладали особи длиной 25,6–31,5 см (73,7 %), модальное значение относилось к интервалу 27,6–28,5 см (14,7 %).

В многолетнем аспекте у охотской нерестовой сельди доминировали размерные группы от 23,6 до 29,5 см (74,0 %), а модальное значение (14,7 %) относилось к интервалу 26,6–27,5 см (Смирнов, 2012з). Интересно, что суммарные доли преобладающих групп и модальные значения у стад охотской и гижигинско-камчатской сельди в нерестовой период очень близки.

Длина тела по Смитту у гижигинско-камчатской сельди имела прямую зависимость с промысловой длиной тела (рис. 8).

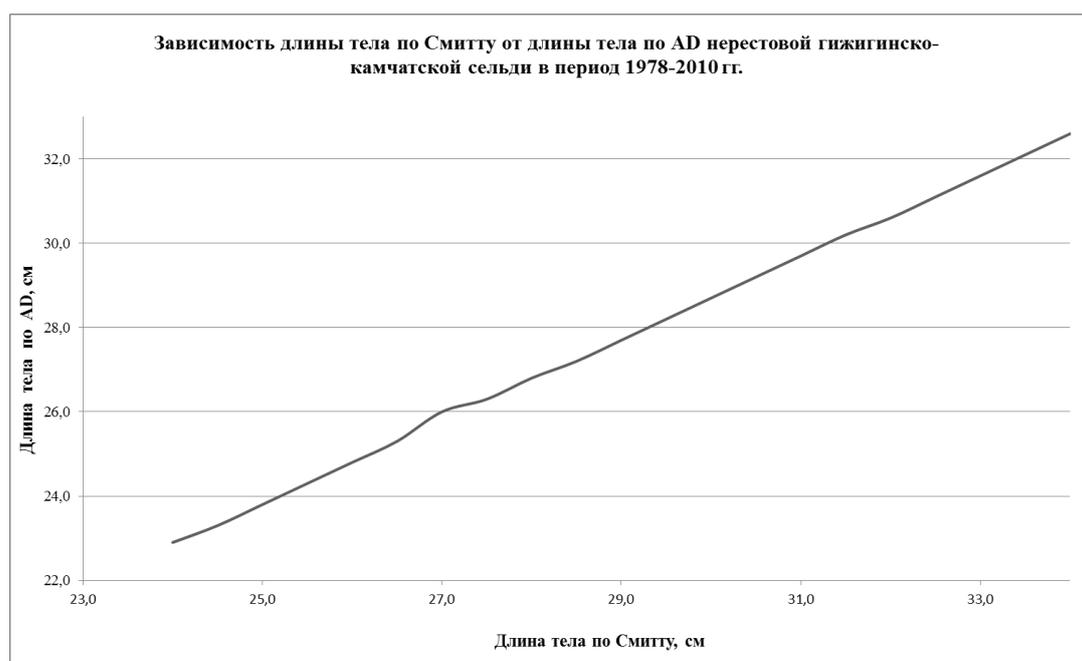


Рис. 8. Соотношение показателей длины тела по Смитту и стандартной длины тела нерестовой гижигинско-камчатской сельди в период 1978–2010 гг., см

Таблица 7

**Осредненный по периодам размерный состав
нерестовой гижигинско-камчатской сельди (%)**

Годы	Длина тела по Смитту, см																Экз.	Средняя длина, см						
	15,6-16,5	16,6-17,5	17,6-18,5	18,6-19,5	19,6-20,5	20,6-21,5	21,6-22,5	22,6-23,5	23,6-24,5	24,6-25,5	25,6-26,5	26,6-27,5	27,6-28,5	28,6-29,5	29,6-30,5	30,6-31,5			31,6-32,5	32,6-33,5	33,6-34,5	34,6-35,5	35,6-36,5	36,6-37,5
1978- 1987	0,01	0,03	0,02	0,02	0,10	0,43	1,32	2,35	4,00	5,97	8,16	10,06	12,88	14,41	13,86	14,11	9,35	2,72	0,16	0,03	0,01		21 431	28,57
1988- 1997	-	-	0,02	0,06	0,13	0,49	0,92	1,88	5,15	8,34	9,91	11,75	11,16	9,09	7,26	9,10	10,03	8,81	4,70	1,09	0,09	0,02	21 213	28,80
1998- 2010	-	-	0,03	0,09	0,27	0,78	1,49	1,85	3,68	6,88	11,40	15,42	16,51	16,11	13,07	6,67	2,97	1,56	0,89	0,25	0,07	0,01	54 760	27,74
1978- 2010	0,01	0,01	0,03	0,07	0,21	0,65	1,36	1,97	4,06	6,93	10,33	13,47	14,65	14,28	12,11	8,83	5,79	3,28	1,51	0,38	0,06	0,01	97 404	28,29

При рассмотрении межгодовой изменчивости средней длины тела гижигинско-камчатской сельди (рис. 9) видно, что в 1978–1987 гг. наблюдалось увеличение размеров тела за исключением незначительного снижения в 1985 г. В отличие от 5-летнего цикла охотской сельди, у которой 2 года подряд показатели длины тела снижались и 3 года наблюдался их рост (Тюрнин, 1975), у гижигинско-камчатской сельди с 1987 по 1991 г. 2 года показатели длины тела снижались и 2 года увеличивались. С 1991 по 1993 г. опять происходило снижение, затем в 1994 г. – рост и последующее ежегодное снижение этого показателя в течение 5 лет до 1999 г. Видимо, снижение длины тела в 1994–1999 гг. связано не только с колебаниями численности поколений, вызванными значительной разницей в их урожайности, но и с возросшей плотностью популяции при недостаточном промысловом изъятии (Смирнов, 2009_с).

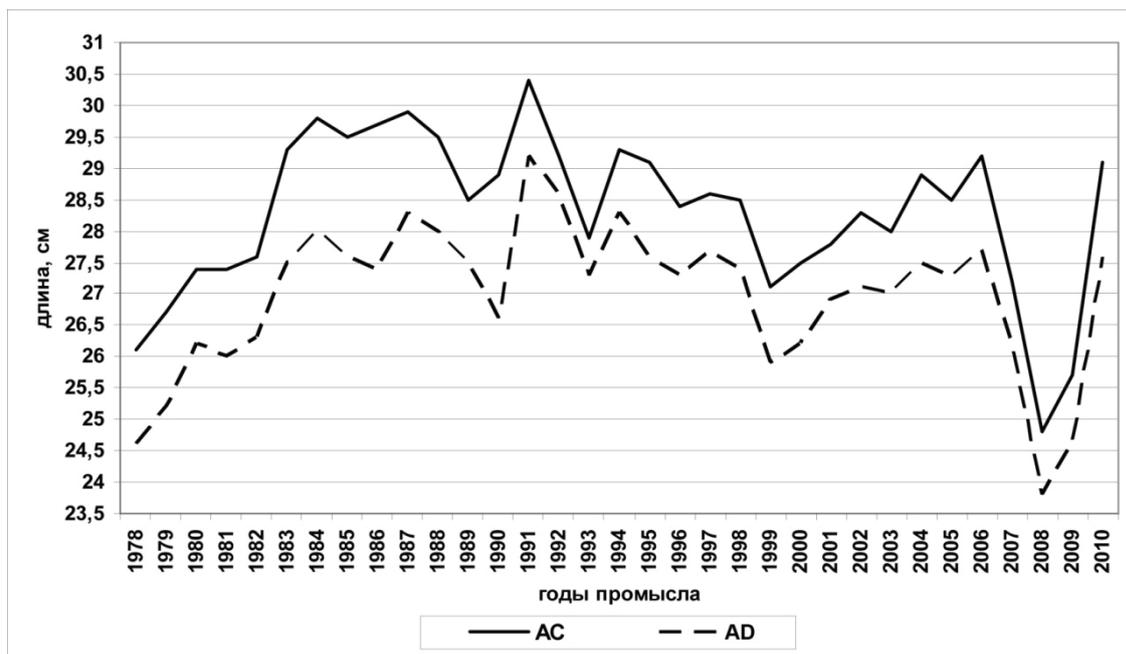


Рис. 9. Межгодовая изменчивость средних показателей длины тела по Смитту (АС) и стандартной длины тела (AD) нерестовой гижигинско-камчатской сельди в период 1978–2010 гг.

Аналогичное явление ранее было отмечено и у корфо-карагинской сельди (Бонк, Науменко, 1997). Далее, до 2006 г., опять происходил рост средних размеров тела с некоторым снижением в 2003 и 2005 гг., после чего в 2007 г. произошло значительное (на 2 см) уменьшение средней длины тела, вызванное массовым вступлением в нерестовый запас рыб младших возрастов (3–5 лет).

Снижение средних размеров тела продолжилось и на протяжении двух последующих лет: 2008 г. (24,8 см, что является минимальным значением за весь период наблюдений) и 2009 г. (25,7 см). В 2010 г. вступившие в нерестовый запас в 2007–2009 гг. особи урожайных поколений уже достигли значительных размеров, а новое пополнение было малочисленным, поэтому средний размер вырос до 29,1 см.

Вступление в нерестовый запас особей урожайных (высокочисленных) поколений обычно приводит к уменьшению среднего размера рыб в популяции.

Р.К. Фархутдинов (2005_а) показал, что у охотской сельди вступление в эксплуатируемый запас особей высокоурожайных поколений резко уменьшает средние размеры рыб в уловах. Отмечено, что и у корфо-карагинской сельди происходит аналогичное явление, причем, после резкого снижения длины тела наступает период ее сравнительно медленного нарастания, который длится от 3 до 5, иногда до 8 лет (Науменко, 2001). Такая же закономерность отме-

чена и для нагульных скоплений сахалино-хоккайдской сельди у юго-западного побережья Сахалина: появление поколений сельди высокой или выше среднего уровня численности влияет на уменьшение среднестатистических показателей длины (Ившина, 2008).

В 1978–1979 гг. низкие средние размеры рыб нерестовой части популяции гижигинско-камчатской сельди в значительной степени были обусловлены доминированием в их составе высокоурожайного поколения 1973 года рождения, в массовом количестве вступившего в половозрелую часть популяции в возрасте 5 лет, и среднеурожайного поколения 1975 года рождения, в массовом количестве вступившего в половозрелую часть популяции в возрасте 4 лет. Помимо этого, отмечено сравнительно большое количество особей высокоурожайного поколения 1971 года рождения, сохранившего свою промысловую значимость в возрасте 7 и даже 8 лет. И, наоборот, увеличение средних размеров сельди в нерестовых уловах в 1983–1988 гг., очевидно, вызвано отсутствием в пополнении урожайных поколений и преобладанием в нерестовом запасе неурожайных поколений 1979–1982 годов рождения.

Снижение средних размеров сельди в 1993 г. вызвано, очевидно, массовым половым созреванием поколения 1988 года рождения в возрасте 5 лет, подошедшего в большом количестве на нерест.

В 1999–2000 гг. половозрелая часть популяции в значительной степени пополнилась особями многочисленных высокоурожайных поколений 1993–1994 годов рождения, что привело к уменьшению средней длины тела с 28,5 (в 1998 г.) до 27,1 и 27,5 см, соответственно. Аналогичная картина наблюдалась и в 1989–1990 гг., когда, после ряда неурожайных поколений 1972–1982 годов рождения, в массовом количестве стали созревать и вступать в нерестовый запас среднеурожайные поколения 1983 (в возрасте 6 лет) и 1986 (в возрасте 4 лет) годов рождения.

С 2002 по 2006 г. в популяции гижигинско-камчатской сельди преобладали поколения средней и низкой численности (Смирнов, 2009ж), что обеспечило наличие значительной доли крупноразмерных рыб и привело к высоким средним показателям средней длины тела (28,3–29,2 см).

В 2007 г., как говорилось выше, в нерестовый запас в массовом количестве стали вступать созревшие особи урожайных поколений 2003–2004 годов рождения, что привело к снижению средней длины тела на протяжении последующих 3 лет.

У разных стад тихоокеанской сельди длина и масса у одноразмерных особей (особенно годовиков) подвержена значительным вариациям. Часто выделяемые размерные классы сельди (более 10, 10–15, 15–20 см и т. д.) не всегда объективно отражают особенности возрастного состава разновозрастных групп рыб, особенно при сравнении материалов по питанию сельди из разных участков ареала. Поэтому логично было бы привести характеристику средней длины рыб соответственно возрасту сельди. Наиболее полно такая зависимость приводится в публикациях Н.И. Науменко (2001, 2002).

При сравнении размерного состава по возрастным группам, в зависимости от уровня запаса, в большинстве возрастных классов (4–12 лет) прослеживается рост в период восстановления запаса, по сравнению с этапом депрессии, а в период стабилизации – снижение размерных показателей (Смирнов, 2013д). У остальных возрастных групп (3, 13–16 лет) наблюдался рост показателей (табл. 8).

Соотношение тех или иных размерных групп рыб в стаде может позволить оценить текущее состояние запаса.

Как уже говорилось ранее, нами выделены периоды разного состояния запасов гижигинско-камчатской сельди: депрессии (1978–1987), восстановления (1988–1997) и стабилизации запасов (1998–2010) соответственно. У охотской сельди аналогичные периоды приходятся на 1976–1978, 1979–2000 и 2001–2007 гг. (Смирнов, 2012з).

**Размерный состав нерестовой гижигинско-камчатской сельди
по возрастным группам, см**

Годы	Возраст, лет																Экз.	Средняя длина
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16				
1978–1987	19,22	22,97	25,25	26,63	27,80	28,66	29,58	30,28	30,86	31,26	31,42	31,50	31,81	31,89	10 323	28,21		
1988–1997	19,95	23,15	25,27	26,67	27,85	29,08	30,18	31,37	32,14	32,74	33,30	33,68	33,87	34,34	12 428	29,17		
1998–2010	21,20	22,27	24,85	26,03	27,07	28,08	29,16	30,12	31,17	32,45	33,71	34,37	34,57	34,95	19 281	27,90		
Среднее значение	20,80	22,95	25,19	26,43	27,54	28,52	29,55	30,48	31,44	32,26	32,99	33,28	33,65	33,61	42 032	28,42		

У гижигинско-камчатской нерестовой сельди доля мелкоразмерных особей, т. е. менее промысловой меры (24 см по АД или 25,5 см по АС), в период восстановления возросла с 14 до 17 %, а в период стабилизации снизилась до 15 %. Количество рыб среднего размера (26–29 см по АС) уменьшившись с 46 до 42 % во втором периоде, в третьем периоде возросло до 59 %. Доля крупноразмерных рыб в структуре стада в период стабилизации, по сравнению с периодом депрессии, снизилась с 40 до 25 % (табл. 9).

Таблица 9

Осредненный по размерным группам состав нерестовой гижигинско-камчатской сельди в разные периоды состояния запасов (%)

Период	Длина тела (по Смитту), см		
	15,6–25,5	25,6–29,5	29,6–37,5
Депрессии	14,25	45,51	40,24
Восстановления	16,99	41,91	41,10
Стабилизации	15,07	59,44	25,49

У охотской нерестовой сельди (Смирнов, 2012з) доля мелкоразмерных особей в период депрессии была максимальной – 79,0 %, в период восстановления она снизилась до 28,4 %, в период стабилизации снизилась еще больше – до 25,1 %. Количество рыб среднего размера, увеличившись с 19,5 % в первом периоде до 58,4 % во втором, на этапе стабилизации несколько снизилось, до 53,5 %. Доля крупноразмерных рыб в структуре стада по периодам возрастала от 1,5 % во время депрессии до 21,4% в период восстановления (табл. 10).

Таблица 10

Осредненный по размерным группам состав нерестовой охотской сельди в разные периоды состояния запасов (%)

Период	Длина тела (по Смитту), см		
	15,6–25,5	25,6–29,5	29,6–37,5
Депрессии	78,97	19,52	1,51
Восстановления	28,44	58,38	13,18
Стабилизации	25,09	53,51	21,40

Таким образом, размерный состав обитающих в северной части Охотского моря охотского и гижигинско-камчатского стад сельди, в зависимости от состояния запаса, изменялся по-разному. У гижигинско-камчатской сельди доля рыб всех размерных групп в периоды депрессии и восстановления изменялась незначительно. При стабилизации запасов количество крупных рыб значительно снизилось, а доля среднеразмерных особей возросла. У охотской сельди доля мелкоразмерных особей снижалась от периода депрессии к периоду стабилизации. Количество рыб среднего размера было минимальным в период депрессии и максимальным – в период восстановления. Доля крупноразмерных рыб по периодам возрастала.

Видимо, такие отличия в динамике размерного состава между стадами были вызваны тем, что на протяжении всего рассматриваемого периода низкая степень промысловой нагрузки не оказывала существенного воздействия на соотношения размерных групп у гижигинско-камчатской сельди. Они изменялись естественным образом в результате появления урожайных поколений, что приводило к увеличению доли мелких рыб в определенные годы, причем следует отметить, что в период стабилизации количество высокоурожайных поколений было значительно меньше, чем в другие периоды. В последние годы значитель-

ное количество гижигинско-камчатской сельди нагуливается в Притауйском и Ионо-Кашеваровском районах (Мельников, 2005; Смирнов, 2010a). В этих районах в ходе осеннего промысла нагульной сельди в смешанных с охотской сельдью скоплениях вылавливаются, в первую очередь, крупноразмерные особи. Такой промысел может объяснить снижение доли крупноразмерных рыб в период стабилизации, так как в предыдущие периоды такого лова не было.

Масштабный промысел охотской сельди велся как в период восстановления, так и в период стабилизации запаса, однако интенсивность промысла, видимо, не была чрезмерной, так как доля крупноразмерных рыб не снижалась.

Для сахалино-хоккайдской сельди, нерестящейся у берегов о-ва Хоккайдо, зависимость между размерами рыб и численностью популяции рассматривалась неоднократно: за период наблюдений 1907–1947 гг. для хоккайдской весенней сельди Н. Китахамой выявлена обратная зависимость между размерами рыб и численностью запаса (Kitahama, 1955 цит. по: Ившина, 2008). За период 1907–1955 гг., также выявлена обратная зависимость между размерами рыб сахалино-хоккайдской популяции и величиной запасов, но только для поколений рыб 1940 года рождения и позже (Motoda, Hirano, 1963). Более поздними исследованиями было установлено, что в 1910–1950 гг. темп роста сельди в возрасте 4 лет и старше не зависел от численности (плотности) популяции (Watanabe et al., 2002).

Для рыб одного возраста у высокоурожайных поколений средние размеры тела были ниже, чем у среднеурожайных, во всех возрастных группах, кроме 3-летних особей. При сравнении по возрастным группам размерного состава среднеурожайных и низкоурожайных поколений однозначной связи не прослеживается, хотя средние размеры рыб у поколений средней численности в большинстве возрастных классов (4, 6–12, 15–16 лет) ниже, а в возрасте 3, 5, 13–14 – выше, чем у поколений низкой численности. В целом, средняя длина рыб высокоурожайного поколения была на 0,16 см ниже, чем среднеурожайного и на 1,68 см ниже, чем низкоурожайного (табл. 11). Интересно отметить, что у урожайных поколений охотоморских сельдей, по данным 1978–1981 гг., индексы сердца и печени наиболее высоки (Калюжная, 1983).

Следует отметить, что выявленные нами тенденции изменений длины тела нерестовой гижигинско-камчатской сельди в различные периоды состояния запаса сходны с таковыми у нагульной сельди.

При рассмотрении по возрастным группам изменчивости длины тела (по Смитту) в нагульный период видно, что в большинстве возрастных групп (с 5+ до 11+ и 14+ лет) наблюдалось снижение показателей в период стабилизации и роста запасов (1998–2011) по сравнению с этапом восстановления (1988–1997). В возрасте 2+ и 13+ лет эти значения были равными, а в возрасте 3+, 4+, 12+ и 15+ лет средние показатели, напротив, увеличились (табл. 12). Следует отметить, что наиболее сильные отличия по периодам отмечены у рыб средних возрастов: 6+ – снижение на 1,2 см; 7+ – на 1,4 см и 8+ – на 1,3 см. Разница в длине тела у сельди младшевозрастных групп по периодам была меньше: в современный период наблюдалось увеличение на 0,3 см у рыб 3+ лет и на 0,7 см у рыб 4+ лет. Длины тела по возрастам у рыб старшевозрастных групп также отличались незначительно: увеличившись на этапе стабилизации от 0,2 см у особей 12+ лет до 0,5 см у рыб 15+ лет. Если сравнивать средние длины тела в целом по периоду, то этот показатель снизился на 0,9 см (Смирнов, 2012a).

За весь период наблюдений размах колебаний между минимальными и максимальными показателями длины тела гижигинско-камчатской сельди по возрастным группам значительно варьировал, последовательно увеличиваясь от 3,4 см в возрасте 3 лет до 6,2 см в возрасте 5 лет, затем снижаясь до 3,2 см в возрасте 8 лет, после чего достиг максимума в 5,65 см в возрасте 16 лет (табл. 13).

Таблица 11

Размерный состав нерестовой гижигинско-камчатской сельди по поколениям, см

Поколения	Возраст, лет																Экз.	Средняя длина
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16				
Высокоурожайные	20,37	22,69	24,99	26,17	27,25	28,08	29,07	29,79	30,64	31,20	31,64	31,60	32,67	32,72	7995	27,63		
Среднеурожайные	20,03	22,96	25,27	26,33	27,44	28,45	29,57	30,43	31,60	32,24	33,40	33,88	33,57	34,00	16 483	27,79		
Низкоурожайные	18,76	22,96	24,91	26,65	27,89	28,93	29,70	30,82	31,61	32,62	33,02	33,67	33,89	34,33	12 614	29,31		
Среднее значение	20,04	23,06	25,08	26,47	27,64	28,59	29,63	30,41	31,29	32,05	32,64	33,06	33,41	33,70	37 092	28,29		

Таблица 12

Длина тела по Смигту гижигинско-камчатской сельди в нагульный период 1988–2011 гг. по возрастным группам, см

Годы	Возраст, лет															Экз.	Средняя длина
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	15+		
1988–1997	–	19,6	22,2	23,5	26,2	28,2	29,2	30,1	31,0	31,9	32,4	32,7	3,3	338	33,8	2342	28,6
1998–2011	15,9	19,6	22,5	24,2	25,8	27,0	27,8	28,8	30,1	30,8	31,8	32,9	33,3	33,3	34,0	2436	27,7

Таблица 13

Разница между минимальными и максимальными показателями и предельные значения длины тела по Смигту нерестовой гижигинско-камчатской сельди по возрастным группам в период 1978–2010 гг.

	Возраст, лет															
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		
	Длина по Смигту, см															
Минимум	18,80	19,30	21,10	24,10	25,40	27,10	27,50	29,20	29,63	29,93	29,49	29,72	31,19	31,05		
Максимум	22,20	25,40	27,30	28,50	28,80	30,30	31,20	32,14	32,76	33,10	34,60	35,05	36,70			
Разница	3,40	6,10	6,20	4,40	3,40	3,20	3,70	2,94	3,13	3,17	5,11	5,33	5,36	5,65		

Низкая степень промысловой нагрузки и влияние экологических факторов среды в рассматриваемый нами период (1978–2010), очевидно, не оказали существенного воздействия на изменения средних размеров гижигинско-камчатской сельди, однако они изменяются естественным образом в результате появления урожайных поколений.

Для охотской сельди известно, что первыми к районам нерестилищ подходят более крупные особи старших возрастных групп, и лишь в конце нерестового хода появляются мелкие младшевозрастные рыбы (Тюрнин, 1975). Наши данные по гижигинско-камчатской сельди подтверждают эту динамику (рис. 10).

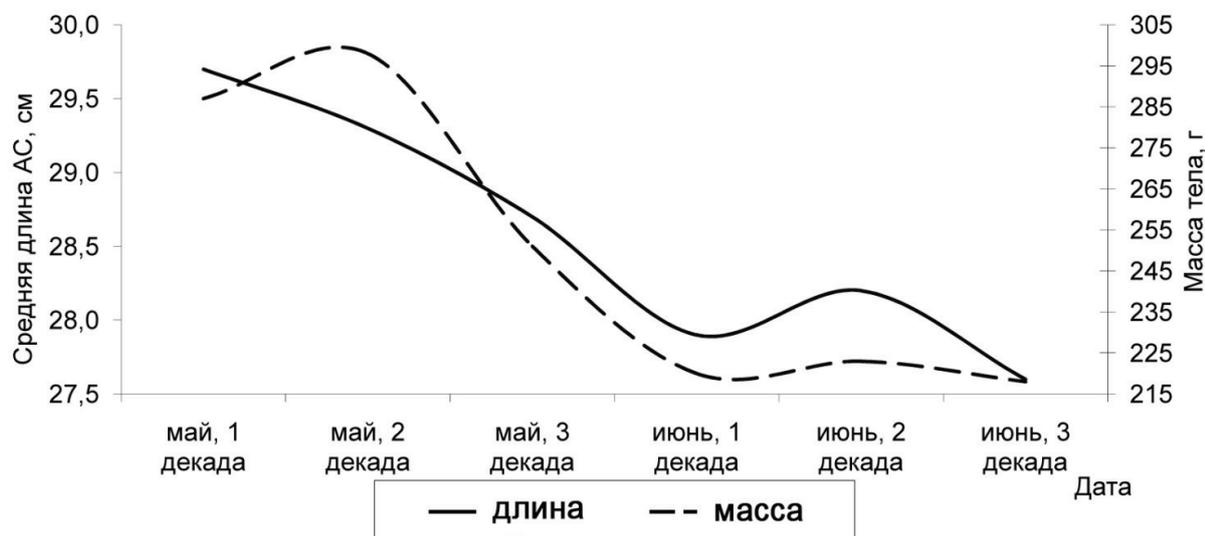


Рис. 10. Средняя длина по Смитту (АС) и масса тела гижигинско-камчатской сельди в нерестовых подходах в 1978–2010 гг.

Линейный рост. Линейный рост дальневосточных сельдей характеризуется постепенным уменьшением годовых приростов по мере увеличения возраста рыб. Длина сельди по истечении первого года жизни составляет от 23 до 37 % общей длины особей в максимальном промыслово-значимом возрасте. Сравнительно высокая скорость роста сохраняется на втором и третьем годах, т. е. до наступления половой зрелости, после чего линейный рост резко замедляется. Суммарный прирост длины рыб в первые 3 года жизни колеблется у разных популяций между 50 и 75 % (составляя в среднем около 62 %) от общего прироста до достижения максимального промыслово-значимого возраста. У очень старых особей репродуктивная функция угасает, значительная часть энергии расходуется на соматический рост, и приросты длины у таких рыб нередко несколько больше, чем у рыб смежных с ними младших возрастных классов (Науменко, 2001).

По неопубликованным данным Е.П. Правоторовой, в период 1955–1973 гг. по темпу роста гижигинско-камчатская сельдь в годовалом возрасте разделялась на две группы. К одной относилась сельдь, которая достигала на первом году жизни длины около 5 см, а к другой – те годовики, размер которых составлял около 8 см. Первая группа состояла в значительной степени из урожайных поколений, поэтому на первом году жизни увеличение численности поколений сопровождалось снижением роста. В последующий период поколения с медленным ростом на первом году жизни увеличивали скорость роста и достигали половой зрелости к четырехгодовалому возрасту, составляя до 17 % от всех половозрелых рыб.

У охотской сельди особи, подходящие на нерест, в разном возрасте обнаруживают различия в темпе роста: ранее созревающие особи имеют более крупные размеры. Причем на первом году жизни приросты рыб всех возрастных групп оказываются почти равными.

В приростах же второго года наблюдаются значительные различия, подчиняющиеся следующей закономерности: чем раньше сельдь приходит на нерест, тем больше у нее прирост на втором году жизни. Срок полового созревания определяется условиями роста на данном отрезке жизненного цикла. В последний сезон нагула перед нерестом приросты сельди в длину резко сокращаются, это скорее всего связано с затратами энергетических ресурсов рыбы на развитие половых продуктов. Ощутимые различия в росте рыб наблюдаются до шестилетнего возраста, затем темп роста сельди становится стабильным (Тюрнин, 1975).

Н.И. Науменко (2001) считает, что в каждой отдельно взятой популяции скорость роста рыб меняется по годам. Межгодовая изменчивость скорости роста обуславливается, помимо других причин, и численностью популяции. В периоды высокой численности и депрессии линейный рост замедлен, а в периоды средней и низкой численности, напротив, ускорен. Для сахалино-хоккайдской сельди установлено, что при депрессивном состоянии запасов темпы роста повышаются (Ившина, 1999).

По данным Е.П. Правоторовой (1983б), в период снижения численности гижигинско-камчатской сельди в конце 1960-х гг., депрессии – в 1970-е гг. рост рыб этих поколений не увеличился, а наоборот, уменьшился.

Разница в росте рыб по периодам велика, и это в значительной степени определяет формирование биомассы.

Для балтийской сельди показано, что чем выше средняя температура среды обитания, тем хуже обеспеченность пищей и, соответственно, ниже коэффициент роста (Федотова, Тылик, 2009).

Более низкий темп роста гижигинско-камчатской сельди, по сравнению с охотской, может быть связан с дополнительными энергетическими затратами на протяженные миграции из восточной части моря в западную (на нагул) и обратно (Горбатенко и др., 2010).

Подробные сведения о линейном и весовом росте разных стад атлантической и тихоокеанской сельди представлены Г.А. Богдановым и А.А. Яржомбеком (2002).

Нами проведен анализ изменчивости темпов роста поколений гижигинско-камчатской сельди, имевших разную численность. Сравнительный анализ длины тела по Смитту одновозрастных рыб показал, что у сельди длина в одном и том же возрасте у поколений высокой численности была меньше, чем у рыб среднеурожайных и, тем более, низкоурожайных поколений. В целом, средняя длина рыб высокоурожайного поколения была на 1,2 см ниже, чем низкоурожайного и на 0,5 см ниже, чем среднеурожайного (Смирнов, 2008а).

Нами было проведено сравнение темпов роста гижигинско-камчатской, тауйской и охотской сельди. Сравнение расчисленных длин и ежегодных приростов гижигинско-камчатской и охотской сельдей показало, что в темпе роста существенные различия между популяциями прослеживаются с девятого года жизни, а по приростам явные отличия наблюдаются с шестого года (табл. 14).

У гижигинско-камчатской и тауйской сельдей единообразие в темпе роста отсутствует. Отличия по длинам уже в первый год существенны: годовики тауйской отстают от гижигинско-камчатской сельди в среднем почти на 1 см. В следующих 2-х возрастных группах отличия уже не имеют серьезных значений. Однако, начиная с 4-годовиков, снова появляются существенные отличия по длинам: гижигинско-камчатская сельдь отстает в росте на 0,33–1,01 см, за исключением 9- и 10-годовиков, где различия по критерию Стьюдента не превышают критического значения. По приростам отличия наблюдаются в большинстве возрастных групп, за исключением 3-, 5- и 6-годовиков. Причем среди годовиков тауйская сельдь отстает в росте почти на 1 см, со второго по пятый год темп роста ниже у гижигинско-камчатской сельди, а у 6–10-леток – прирост ниже у тауйской сельди (см. табл. 15).

Таблица 14
Средняя длина по возрастным группам и ежегодные приросты гижигинско-камчатской и охотской сельди (по материалам 2001 г.)

Возраст, лет	Средняя длина, см				Прирост, см				t _{st}
	Гижигинско-камчатская		Охотская		Гижигинско-камчатская		Охотская		
1	9,25 ± 0,08	14,73 ± 0,10	9,15 ± 0,07	14,74 ± 0,10	9,25 ± 0,08	9,15 ± 0,07	9,15 ± 0,07	9,15 ± 0,07	0,96
2	14,73 ± 0,10	18,98 ± 0,09	14,74 ± 0,10	19,01 ± 0,10	5,47 ± 0,06	19,01 ± 0,10	5,47 ± 0,06	5,59 ± 0,07	1,20
3	18,98 ± 0,09	22,08 ± 0,08	19,01 ± 0,10	22,04 ± 0,10	4,26 ± 0,06	22,04 ± 0,10	4,26 ± 0,06	4,28 ± 0,06	0,26
4	22,08 ± 0,08	24,19 ± 0,06	22,04 ± 0,10	24,21 ± 0,09	3,09 ± 0,05	24,21 ± 0,09	3,09 ± 0,05	3,03 ± 0,05	0,92
5	24,19 ± 0,06	25,89 ± 0,05	24,21 ± 0,09	25,82 ± 0,08	2,11 ± 0,04	25,82 ± 0,08	2,11 ± 0,04	2,16 ± 0,04	0,95
6	25,89 ± 0,05	27,10 ± 0,05	25,82 ± 0,08	27,17 ± 0,08	1,59 ± 0,03	27,17 ± 0,08	1,59 ± 0,03	1,73 ± 0,04	2,97
7	27,10 ± 0,05	28,16 ± 0,05	27,17 ± 0,08	28,31 ± 0,08	1,22 ± 0,03	28,31 ± 0,08	1,22 ± 0,03	1,45 ± 0,04	4,74
8	28,16 ± 0,05	29,12 ± 0,06	28,31 ± 0,08	29,45 ± 0,09	1,05 ± 0,02	29,45 ± 0,09	1,05 ± 0,02	1,22 ± 0,03	4,38
9	29,12 ± 0,06	30,05 ± 0,08	29,45 ± 0,09	30,46 ± 0,13	0,89 ± 0,02	30,46 ± 0,13	0,89 ± 0,02	1,06 ± 0,04	3,43
10	30,05 ± 0,08		30,46 ± 0,13		0,78 ± 0,03		0,78 ± 0,03	0,93 ± 0,04	2,96

* В таблице приведены средние значения ± ошибки средних значений, t_{st} – критерий Стьюдента.

Таблица 15
Средняя длина по возрастным группам и ежегодные приросты гижигинско-камчатской и тауйской сельди (по материалам 2007 г.)

Возраст, лет	Средняя длина, см				Прирост, см				t _{st}
	Гижигинско-камчатская		Тауйская		Гижигинско-камчатская		Тауйская		
1	10,17 ± 0,20	14,94 ± 0,18	9,16 ± 0,23	15,02 ± 0,24	10,20 ± 0,20	9,16 ± 0,23	10,20 ± 0,20	9,16 ± 0,23	3,41
2	14,94 ± 0,18	18,99 ± 0,17	15,02 ± 0,24	19,39 ± 0,23	4,76 ± 0,13	19,39 ± 0,23	4,76 ± 0,13	5,86 ± 0,18	5,05
3	18,99 ± 0,17	21,99 ± 0,17	19,39 ± 0,23	22,8 ± 0,18	4,06 ± 0,10	22,8 ± 0,18	4,06 ± 0,10	4,37 ± 0,14	1,85
4	21,99 ± 0,17	24,05 ± 0,13	22,8 ± 0,18	25,05 ± 0,14	3,00 ± 0,08	25,05 ± 0,14	3,00 ± 0,08	3,34 ± 0,12	2,36
5	24,05 ± 0,13	25,64 ± 0,11	25,05 ± 0,14	26,65 ± 0,13	2,29 ± 0,08	26,65 ± 0,13	2,29 ± 0,08	2,31 ± 0,09	0,17
6	25,64 ± 0,11	26,97 ± 0,09	26,65 ± 0,13	27,75 ± 0,12	1,78 ± 0,06	27,75 ± 0,12	1,78 ± 0,06	1,68 ± 0,08	1,00
7	26,97 ± 0,09	28,22 ± 0,09	27,75 ± 0,12	28,55 ± 0,14	1,44 ± 0,06	28,55 ± 0,14	1,44 ± 0,06	1,18 ± 0,06	3,06
8	28,22 ± 0,09	29,3 ± 0,10	28,55 ± 0,14	29,24 ± 0,13	1,27 ± 0,07	29,24 ± 0,13	1,27 ± 0,07	0,85 ± 0,05	4,94
9	29,3 ± 0,10	30,19 ± 0,10	29,24 ± 0,13	29,81 ± 0,18	1,04 ± 0,06	29,81 ± 0,18	1,04 ± 0,06	0,84 ± 0,06	2,26
10	30,19 ± 0,10		29,81 ± 0,18		0,91 ± 0,01		0,91 ± 0,01	0,53 ± 0,06	6,80

* В таблице приведены средние значения ± ошибки средних значений, t_{st} – критерий Стьюдента.

Темпы роста гижигинско-камчатской сельди сборов 2001 и 2007 гг. также имеют отличия. Показатели критерия Стьюдента при сравнении средних длин не выходят за рамки допустимого значения, за исключением групп годовиков и 8-леток. Длина тела годовиков больше у гижигинско-камчатской сельди сбора 2007 г. на 0,92 см, у 8-леток сельди сбора 2007 г. – меньше на 0,25 см. Сравнение достоверности расчисленных приростов популяций гижигинско-камчатской сельди сборов 2001 и 2007 гг. по критерию Стьюдента дают существенные отличия, за исключением 3-й и 4-й возрастных групп. Годовики сельди 2007 г. сбора росли быстрее, со 2-й и по 5-ю возрастную группу показатели приростов выше у сельди 2001 г. сбора, на 0,18–0,70 см, а у 6–10-годовиков прирост выше у сельди 2007 г. на 0,13–0,22 см (табл. 16).

Таким образом, нами установлено, что для гижигинско-камчатской, тауйской и охотской стад сельди характерны свои определенные параметры специфики темпов роста, достоверно отличающиеся друг от друга. Кроме того, в зависимости от года исследования, темп роста гижигинско-камчатской сельди изменяется, что связано, вероятно, с колебаниями численности поколений, ввиду их различной урожайности. Полученные нами различия в темпах роста гижигинско-камчатской, тауйской и охотской сельди в дальнейшем, вероятно, можно использовать как маркер для определения доли рыб той или иной популяции в смешанных нагульных скоплениях этих популяций сельди.

Очевидно, экологические условия оказывают влияние не только на линейный рост, но и на морфометрические признаки, являющиеся отражением физиологической неоднородности популяций. Нами проанализированы морфометрические признаки различных по урожайности генераций сельди. Достоверность различий оценивалась при помощи критерия Стьюдента (t_{st}) (Лакин, 1980). Установлено, что высоко-, средне- и низкоурожайные поколения гижигинско-камчатской сельди достоверно отличаются между собой по ряду морфометрических признаков (Смирнов, 2013л).

Половой диморфизм. Явление полового диморфизма в природе – явление достаточно распространенное. У рыб отличия между самцами и самками по биологическим показателям, в частности, отмечены у лососей (Коновалов, 1980), полярной (Юсупов, Басов, 2005) и звездчатой (Токранов, 1996) камбал, рогатковых (Токранов, 1995). У морских окуней самки растут активнее самцов и имеют бóльшую продолжительность жизни (Снытко, 2001). Темп роста трески, обитающей у западной Камчатки, различен: с 4-х лет самки обгоняют самцов в размерах (Богданов, 2006). В целях выяснения, есть ли половой диморфизм у гижигинско-камчатской сельди, нами было проведено определение различий в темпах роста самцов и самок. Для этого проведены расчеты в 11-ти возрастных группах этой популяции сельди и сравнение значений средних длин и приростов между самцами и самками по методу Э. Леа (Чугунова, 1959).

По нашим данным, в большинстве возрастных групп популяции гижигинско-камчатской сельди (табл. 17) критерий Стьюдента (Лакин, 1980), используемый для оценки достоверности различий средних значений, варьирует в пределах 0,05–1,53 и не выходит за критический порог достоверности различий (1,96), что указывает на отсутствие отличий между самцами и самками сельди по темпу роста.

В табл. 18 показаны средние годовые приросты гижигинско-камчатской сельди в 11 возрастных группах. Значения приростов этой популяции не сильно отличаются между самцами и самками, и критерий Стьюдента варьирует в пределах 0,02–1,44. Следовательно, гижигинско-камчатская сельдь не имеет достоверных отличий по половой принадлежности, поэтому в других главах мы не рассматриваем отдельно самцов и самок, а приводим объединенные данные, включающие особей обоих полов.

Сравнение средней длины по возрастным группам и ежегодных приростов гижигинско-камчатской сельди сборов 2001 и 2007 гг.

Возраст, лет	Средняя длина, см			Прирост, см		
	2007 г.	2001 г.	t _{st}	2007 г.	2001 г.	t _{st}
1	10,17 ± 0,20	9,25 ± 0,14	3,76	10,20 ± 0,20	9,25 ± 0,08	4,41
2	14,94 ± 0,18	14,73 ± 0,10	1,03	4,76 ± 0,13	5,47 ± 0,06	4,96
3	18,99 ± 0,17	18,98 ± 0,09	0,04	4,06 ± 0,10	4,26 ± 0,06	1,71
4	21,99 ± 0,17	22,08 ± 0,08	0,46	3,00 ± 0,08	3,09 ± 0,05	0,95
5	24,05 ± 0,13	24,19 ± 0,06	0,98	2,29 ± 0,08	2,11 ± 0,04	2,01
6	25,64 ± 0,11	25,89 ± 0,05	2,04	1,78 ± 0,06	1,59 ± 0,03	2,83
7	26,97 ± 0,09	27,10 ± 0,05	1,31	1,44 ± 0,06	1,22 ± 0,03	3,28
8	28,22 ± 0,09	28,16 ± 0,05	0,60	1,27 ± 0,07	1,05 ± 0,02	3,02
9	29,3 ± 0,10	29,12 ± 0,06	1,56	1,04 ± 0,06	0,89 ± 0,02	2,37
10	30,19 ± 0,10	30,05 ± 0,08	1,13	0,91 ± 0,01	0,78 ± 0,03	4,11

* В таблице приведены средние значения ± ошибки средних значений, t_{st} – критерий Стьюдента.

Таблица 17

Сравнение расчисленных длин у самцов и самок нерестовой гижигинско-камчатской сельди (332 экз.) по критерию Стьюдента (p < 0,05, p = 1,96)

Возраст, лет	Средняя длина по Смиуту, см		t _{st}
	Самцы	Самки	
1	10,18±0,194	10,17±0,199	0,05
2	15,02±0,179	14,85±0,189	0,64
3	19,01±0,166	18,98±0,178	0,13
4	21,89±0,194	22,09±0,151	0,89
5	23,92±0,127	24,19±0,13	1,52
6	25,59±0,101	25,69±0,116	0,63
7	26,99±0,084	26,95±0,105	0,31
8	28,22±0,071	28,21±0,102	0,1
9	29,32±0,086	29,28±0,11	0,29
10	30,06±0,084	30,33±0,106	1,06
11	31,13±0,067	31,43±0,307	0,93

* В таблицах приведены средние значения ± ошибки средних значений, t_{st} – критерий Стьюдента.

Таблица 18

Сравнение расчисленных приростов у самцов и самок нерестовой гижигинско-камчатской сельди (332 экз.) по критерию Стьюдента (p < 0,05, p = 1,96)

Возраст, лет	Самцы	Самки	t _{st}
1	10,2±0,19	10,2±0,2	0,02
2	4,84±0,12	4,69±0,13	0,85
3	3,99±0,1	4,13±0,1	0,95
4	2,88±0,07	3,11±0,08	1,44
5	2,26±0,08	2,33±0,08	0,62
6	1,88±0,07	1,68±0,06	1,08
7	1,48±0,07	1,4±0,06	0,96
8	1,27±0,07	1,28±0,07	0,1
9	1,05±0,05	1,03±0,06	0,24
10	0,85±0,09	0,98±0,1	0,93
11	0,67±0,02	0,77±0,07	1,43

МАССА ТЕЛА НЕРЕСТОВОЙ СЕЛЬДИ

Масса тела рыб является одной из важнейших составляющих существующей системы прогнозирования и регулирования промысла. В рассматриваемый нами период (1978–2010) косяки нерестовой гижигинско-камчатской сельди были образованы рыбами с полной массой тела (P1) от 35 (1987) до 585 г (1991). Доминировали особи с массой тела от 121 до 320 г (78,9 %), с модальной группой 201–220 г (10,2 %). По отдельным нерестовым сезонам средняя масса изменялась от 153 г (2009 г.) до 322 г в 1991 г., составив в среднем 240 г (табл. 3 Приложения на с. 162). Средняя масса тела гижигинско-камчатской нерестовой сельди для периода депрессии составила 239 г, периода восстановления запасов – 269 г, периода стабилизации и роста – 218 г (табл. 19).

Логично предположить, что на колебания средней массы тела рыб влияют не только преобладающие в данном году промысла возрастные группы с их соответствующей массой, но и соотношение в собранных пробах сельди с различной степенью зрелости половых продуктов. Масса тела рыб каждой из этих категорий должна значительно отличаться. По этим причинам для выяснения влияния закономерностей взаимосвязей весовых показателей с другими параметрами гижигинско-камчатской сельди, казалось бы, более правильным было рассматривать именно изменения массы рыбы без внутренних органов, т. е. показатель P2, однако, сравнивая межгодовые вариации характеристик массы тела гижигинско-камчатской сельди по годам лова (рис. 11), видим, что эти причины не играют существенной роли: показатели изменялись синхронно. Вероятно, преобладающая часть взятых нами на анализ особей сельди находилась на близких стадиях зрелости половых продуктов и одинаково питалась. К тому же данных по массе тела сельди без внутренних органов в рассматриваемый нами период собрано значительно меньше, чем по массе тела целых рыб. Поэтому в дальнейшем мы рассматриваем изменения массы тела целых рыб.

В 1978 г. низкая средняя масса тела рыб нерестовой части популяции в значительной степени была обусловлена доминированием рыб высокоурожайного поколения 1973 года рождения, в массовом количестве вступившего в половозрелую часть популяции в возрасте 5 лет.

В 1979–1984 гг. наблюдалась тенденция к увеличению средней массы тела. После снижения средней массы в 1985 г. 2 года подряд эти показатели росли, а затем 3 года снижались, после чего средняя масса тела в 1991 г. достигла максимума за весь период наблюдений. Интересно отметить, что и средняя длина тела в этот год была максимальной (30,4 см). Такие высокие показатели, видимо, объясняются наличием в возрастном составе популяции в этот год аномально большого количества рыб в возрасте 13 лет (15,7 %), чего не наблюдалось за весь период наблюдений.

После 1991 г. средняя масса тела снижалась, достигнув минимума в 1999 г. Снижение средней массы тела в 1999 г. было вызвано значительным количеством особей высокоурожайных поколений 1993–1994 годов рождения, в массовом количестве вступивших в половозрелую часть популяции. Затем отмечена тенденция к росту этого показателя. В популяции гижигинско-камчатской сельди с 2002 по 2006 г. преобладали поколения средней и низкой численности, а доля пополнения была незначительна, что привело к высоким показателям средней массы тела (231–258 г). Максимум средняя масса тела достигла в 2006 г. (265 г), после чего в 2007 г. наблюдалось ее значительное снижение (на 62 г), ввиду того, что в нерестовый запас в массовом количестве стали вступать созревшие особи урожайных поколений 2003–2004 гг. рождения (изменение линейных размеров происходило аналогично).

**Осредненный по периодам весовой состав (Р1) нерестовой
гижигинско-камчатской сельди, %**

Годы	Масса, г														
	20–40	41–60	61–80	81–100	101–120	121–140	141–160	161–180	181–200	201–220	221–240	241–260	261–280	281–300	301–320
1978–1987	0,1	0,1	0,1	1,4	3,4	5,0	6,0	7,9	8,6	9,3	10,2	10,5	8,8	8,7	6,4
1988–1997	-	0,1	0,4	1,1	2,4	4,9	7,5	8,5	7,8	7,7	6,4	5,8	4,5	4,8	4,6
1998–2010	-	0,2	0,4	1,3	2,6	4,9	8,1	10,7	12,2	11,9	10,7	10,4	7,8	6,0	4,3
1978–2010	0,1	0,1	0,3	1,3	2,7	4,9	7,4	9,4	10,0	10,2	9,4	9,2	7,2	6,3	4,9

Окончание табл. 19

Года	Масса, г														Средняя масса Ср.	
	321–340	341–360	361–380	381–400	401–420	421–440	441–460	461–480	481–500	501–520	521–540	541–560	561–580	581–600		
1978–1987	4,0	3,3	1,9	1,5	1,1	0,8	0,4	0,2	0,1	0,1	0,1	-	-	-	10419	239
1988–1997	4,6	5,3	4,9	4,7	4,4	3,4	2,5	1,7	1,0	0,5	0,2	0,1	0,1	0,1	11401	269
1998–2010	2,9	2,0	1,3	0,8	0,4	0,3	0,3	0,1	0,1	0,1	0,1	-	-	-	20857	218
1978–2010	3,6	3,2	2,4	2,0	1,7	1,2	0,9	0,6	0,4	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	42677	240

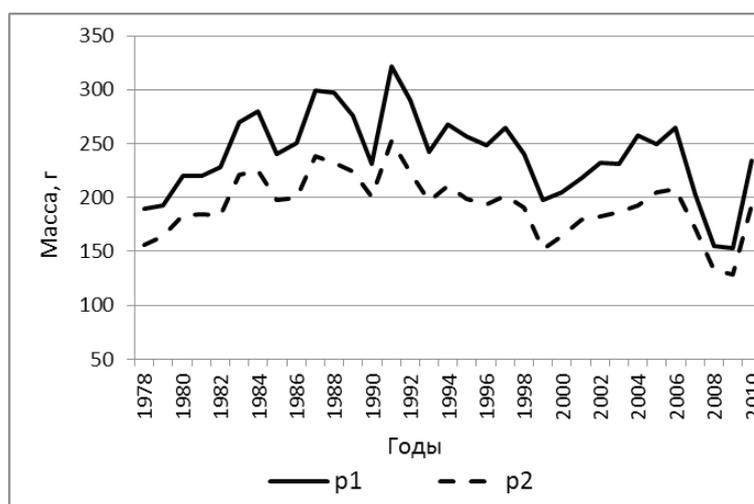


Рис. 11. Межгодовая изменчивость полной массы тела (P1) и массы тела без внутренних органов (P2) нерестовой гижигинско-камчатской сельди в период 1978–2010 гг.

Снижение средней массы тела продолжилось и на протяжении двух последующих лет: 2008 г. (155 г) и 2009 г. (153 г), что является минимальным значением за весь период наблюдений). В 2010 г. вступившие в нерестовой запас в 2007–2009 гг. особи урожайных поколений уже достигли значительной массы тела, а новое пополнение было малочисленным, поэтому средний показатель вырос до 234 г.

В периоды различной численности популяции изменения массы тела сельди происходили следующим образом: доля мелких особей (до 160 г) в период восстановления возросла с 16 до 16,5 %, а в период стабилизации – до 17,5 %. Количество рыб со средней массой тела (161–280 г), уменьшившись в период восстановления (с 55,3 до 40,7 %), в период стабилизации возросло до 63,7 %. Доля крупных рыб в структуре популяции в период восстановления значительно увеличилась (с 28,6 до 42,9 %), а в период стабилизации снизилась более чем вдвое – до 18,8 %.

Однако, если брать последние годы (2002–2010), то доля крупных рыб увеличивалась с 16,4 % в 2002 г. до 41,8 % в 2006 г. и лишь вступление в 2007 г. в нерестовой запас многочисленного пополнения привело к уменьшению доли крупных рыб до 13 %, а в 2008 г. – до 2,2 % от подходов, однако в дальнейшем этот показатель вновь увеличился до 18,2 % в 2010 г.

При сравнении массы тела по возрастным группам, в зависимости от уровня запаса, в большинстве возрастных классов (8–15 лет) прослеживается рост в период восстановления, по сравнению с этапом депрессии, а в период стабилизации – снижение показателей также в большинстве возрастных классов (8–13 лет). У рыб в возрасте 3 и 16 лет наблюдался рост показателей. У 4-годовиков длина тела в периоды восстановления несколько снизилась, по сравнению с этапом депрессии, а в период стабилизации возросла. У особей возраста 5–7 лет происходило снижение показателей (табл. 20).

Весовой рост отдельных поколений различен, и особи разных годов рождения в одном и том же возрасте существенно отличаются по своей массе.

Для рыб одного возраста у высокоурожайных поколений показатели средней массы тела были ниже, чем у среднеурожайных и тем более – низкоурожайных, в большинстве возрастных классов (6, 8–12, 15 лет).

При сравнении по возрастным группам показателей массы тела средне- и низкоурожайных поколений сельди однозначной связи не прослеживается и их средние показатели у рыб поколений средней численности ниже, чем у особей возрастных групп 3, 6–10, 12, 15 лет, а в возрасте 4, 5, 13, 14, 16 – выше, чем у поколений низкой численности. В целом средняя масса рыб высокоурожайного поколения была ниже на 9 г, чем среднеурожайного и на 51 г ниже, чем низкоурожайного (табл. 21).

**Масса тела гижигинско-камчатской сельди
по возрастным группам в нерестовый период, г**

Годы	Возраст, лет											Средняя масса, г			
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13		14	15	16
1978–1987	60	120	165	194	225	248	278	303	316	334	339	325	349	327	237
1988–1997	70	116	158	186	219	260	297	347	378	396	422	419	432	437	271
1998–2010	85	118	147	171	197	225	258	289	326	368	405	427	451	455	229
1978–2010	69	118	157	181	211	239	271	306	341	373	406	397	426	414	245

**Масса тела гижигинско-камчатской сельди
по поколениям в нерестовый период, г**

Урожайность поко- лений	Возраст, лет																Средняя масса, г
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16			
Высокая	91	118	156	174	207	227	259	289	314	334	343	320	396	383	223		
Средняя	61	119	159	179	204	238	270	302	347	371	430	421	405	440	232		
Низкая	68	117	154	190	225	254	280	320	347	388	397	417	439	436	274		
В среднем	69	118	157	181	211	239	271	306	341	376	409	401	430	436	244		

Мы сравнили показатели массы тела по возрастным группам различных по урожайности поколений гижигинско-камчатской сельди в зависимости от уровня численности популяции. Установлено, что масса тела у рыб высокоурожайных поколений в период стабилизации и роста запаса в возрасте 4 лет была ниже, а в возрасте 5-6 лет – выше, чем на этапе стабилизации (табл. 22).

Таблица 22

Масса тела по возрастным группам высокоурожайных поколений гижигинско-камчатской сельди в зависимости от уровня численности популяции, г

Период, годы	Возраст, лет													
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1978–1987	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
1988–1997	–	131	145	165	196	223	259	294	327	365	403	–	–	–
1998–2010	91	114	184	201	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

При сравнении по возрастам показателей массы тела сельди среднеурожайных поколений (табл. 23) в большинстве возрастных классов (4–11, 13 лет) прослеживается их рост в период восстановления, по сравнению с этапом депрессии, а в период стабилизации и подъема численности – рост в возрасте 4–7 лет и снижение средней массы рыб у особей старшевозрастных групп (8–10 лет).

Таблица 23

Масса тела по возрастным группам среднеурожайных поколений гижигинско-камчатской сельди в зависимости от уровня численности популяции, г

Период, годы	Возраст, лет													
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1978–1987	59	118	177	196	216	277	310	326	375	370	430	414	401	440
1988–1997	65	110	144	171	199	224	256	290	318	371	425	476	492	–
1998–2010	–	127	155	176	199	223	248	274	–	–	–	–	–	–

При сравнении по возрастным группам массы тела сельди неурожайных поколений (табл. 24) почти во всех возрастных классах (4–15 лет) прослеживается ее снижение в период восстановления, по сравнению с этапом депрессии, а в период стабилизации и роста – рост в возрасте 4–7 лет и снижение у старшевозрастных рыб (8–12 лет).

Таблица 24

Масса тела по возрастам неурожайных поколений гижигинско-камчатской сельди в зависимости от уровня численности популяции, г

Период, годы	Возраст, лет													
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1978–1987	68	119	155	193	240	272	296	339	350	393	402	419	441	434
1988–1997	–	101	129	174	197	234	263	282	336	366	408	400	410	455
1998–2010	62	119	147	184	207	230	258	267	301	349	–	–	–	–

Таким образом, масса тела по возрастным группам у среднеурожайных поколений сельди растет на этапе восстановления после депрессии в большинстве возрастных классов, а в период стабилизации и роста эта тенденция отмечена только у 4–7-годовиков.

У неурожайных поколений, наоборот, происходит снижение массы тела по возрастам при восстановлении популяции после депрессии, а в период стабилизации и роста – рост у младше- и средневозрастных особей.

Выявленные нами тенденции изменений массы тела нерестовой гижигинско-камчатской сельди в различные периоды состояния запаса сходны с таковыми у нагульной сельди, так как их образуют одни и те же поколения.

Средняя масса тела сельди по возрастным группам в нагульный период на этапе стабилизации и роста (1998–2011) снизилась, причем почти во всех возрастных классах (с 3+ по 15+ лет). Только в возрасте 2+ этот показатель увеличился на 1 г (табл. 25). Значительные отличия отмечены не только у средневозрастных рыб (от 61 г у 6+ лет до 74 г у 7+ лет), но и у части старшевозрастных рыб (до 82 г у 14+ лет). Средняя масса тела сельди за период снизилась с 302 г до 233 г, т. е. на 69 г (Смирнов, 2012а).

Изменения средней массы тела рыб (как с внутренними органами, так и без них), имели прямую зависимость с колебаниями среднего размера и среднего возраста (табл. 26). За весь период наблюдений размах колебаний между минимальными и максимальными показателями массы тела по возрастным группам значительно варьировал, последовательно увеличиваясь от 42 г в возрасте 3 года до 121 г в возрасте 6 лет, затем снижаясь до 108 г в возрасте 7 лет, после чего вновь возрастал до 183 г в возрасте 10 лет, потом, в возрасте 11–13 лет, снижался до 175–173 г, и вновь возрастал, достигая максимума в 272 г в возрасте 16 лет (табл. 27).

Связать изменения массы тела по поколениям гижигинско-камчатской сельди с объемом ее добычи, как это проследил у охотской сельди Б.В. Тюрнин (1975), нам не удалось, так как ежегодные объемы изъятия в анализируемый нами период (1978–2010) были незначительны.

Наличие в последние годы достаточно длинного ряда по массе тела говорит о том, что популяция гижигинско-камчатской сельди находится в достаточно устойчивом состоянии, а снижение средней массы тела в 2007–2009 гг., за счет появления мелкоразмерных рыб урожайных поколений, которые начали становиться половозрелыми и входить в нерестовый запас, свидетельствует о начавшемся росте запасов.

Масса тела (Р1) гижигинско-камчатской сельды в нагульный период 1988-2011 гг.
по возрастным группам, г

Годы	Возраст, лет															Средняя масса, г	
	1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	15+		Экз.
1988–1997	-	67	115	145	205	266	299	324	359	388	401	415	428	455	449	2134	302
1998–2011	34	68	113	141	178	205	225	255	293	319	358	392	410	373	412	2436	233

Зависимости средней массы от длины тела (по Смиггу)
и возраста нерестовой гижигинско-камчатской сельды

Годы	уравнения зависимостей средней массы (y) и длины тела (x)	уравнения зависимостей средней массы (y) и возраста (x)
1978–1987	$y = 0,0078x^{3,0881}$, $R^2 = 0,90$	$y = 49,703x^{0,7511}$, $R^2 = 0,78$
1988–1997	$y = 0,0001x^{4,3638}$, $R^2 = 0,78$	$y = 15,139x^{1,3516}$, $R^2 = 0,66$
1998–2010	$y = 0,0033x^{3,3375}$, $R^2 = 0,89$	$y = 29,839x^{0,9919}$, $R^2 = 0,63$

Разница между минимальными и максимальными показателями
и предельные значения массы тела нерестовой гижигинско-камчатской сельды по возрастным группам в период 1978–2010 гг.

	Возраст, лет														
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	
Минимум	58,28	82,00	98,00	114,00	150,00	170,00	183,00	200,00	234,00	245,00	266,21	270,00	313,83	278,00	
Максимум	100,00	182,00	212,00	235,00	258,35	310,37	330,00	383,00	409,41	417,24	439,08	453,83	510,00	550,00	
Разница	41,72	100,00	114,00	121,00	108,35	140,37	147,00	183,00	175,41	172,24	172,87	183,83	196,17	272,00	

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ И ОСОБЕННОСТИ ВОСПРОИЗВОДСТВА

Гижигинско-камчатская сельдь в апреле – начале мая совершает преднерестовую миграцию из мест зимовки, расположенных над северными склонами впадины ТИНРО, в районе от $57^{\circ}10'$ до $57^{\circ}50'$ с. ш. (Melnikov, Loboda, 2004) к нерестилищам, находящимся на северном побережье Гижигинской губы зал. Шелихова. Основные нерестилища в этом районе находятся на участке от м. Вилигинский до м. Тайгонос. Эти нерестилища (рис. 12) условно делятся на три подрайона: западный – от м. Вилигинский до м. Опасный, центральный – от м. Опасный до р. Чайбуха и восточный – от р. Чайбуха до м. Тайгонос (Смирнов, 2013в). Отдельные нерестилища расположены и на западном побережье Камчатского полуострова – в районах поселков Усть-Хайрюзово, Октябрьский. При росте численности стада площадь и протяженность нерестилищ сельди увеличиваются. Во время высокой численности производителей (конец 1950-х–начало 1960-х гг.) протяженность заполненных нерестилищ в Гижигинской губе достигала 240 морских миль, в период исторического минимума (1973) – составляла всего 3 мили (Правоторова, 1965а).

Район обитания гижигинско-камчатской сельди характеризуется наибольшими на Дальнем Востоке колебаниями уровня моря вследствие приливно-отливных течений (свыше 10 м). В процессе эволюции у стада выработались определенные адаптации к этим непростым для воспроизводства условиям (Науменко, 2001). Сельдь подходит к побережью в период, когда в основном заканчивается разрушение и вынос льда из прибрежной зоны, а температура воды быстро возрастает. Л.А. Галкина (1959а) считала, что подходы сельди к берегам Гижигинской губы начинаются после очищения прибрежных участков от ледового покрова.

Однако, по нашим данным, в отдельные годы нерестовая сельдь подходила к берегам даже тогда, когда отдельные бухты, где традиционно проходит нерест, были заполнены битым льдом. В таких случаях нерест проходил в других участках, часто малопригодных для успешного нереста и развития икры. Сельдь преимущественно нерестится в относительно закрытых акваториях (бухтах, заливах). Регулярный нерест отмечен и на практически открытых участках побережья, в частности, на рейде пос. Эвенск. Однако в таких случаях ядро нереста приурочено к изгибу берега, основанию мыса и т. п. (Белый, 2008а).

Подходы гижигинско-камчатской сельди к берегу для нереста в период 1960–2010 гг., по нашим и архивным данным, начинались 15–30 мая, самые ранние из них заканчивались 25 мая, самые поздние – 30 июня (рис. 13). Температура воды, при которой проходил нерест, варьировала в широких пределах – от $0,3$ до $9,3$ °С. По литературным данным, в 1940–1960-е гг. наиболее ранние подходы отмечались 7 мая (1957), наиболее поздние – 6 июня (1947), а чаще всего косяки подходили к нерестилищам 15–25 мая, при температуре воды от $1,5$ – $2,0$ °С до близкой к 0 °С (Правоторова, 1965а).

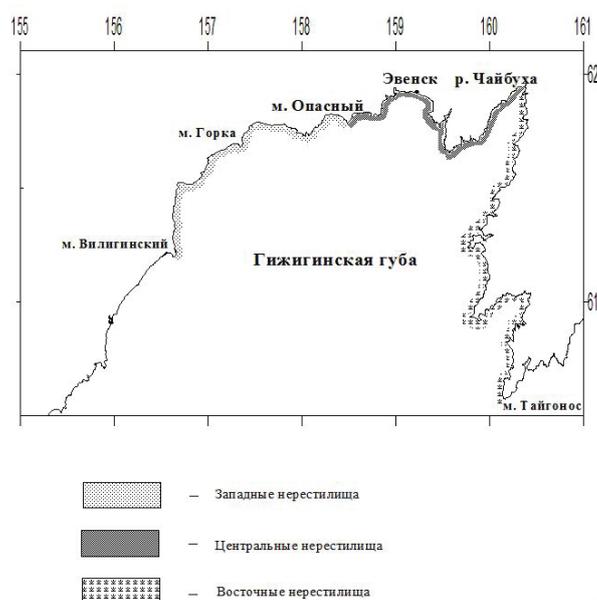


Рис. 22. Основные нерестилища гижигинско-камчатской сельди

У сельди Тауйской губы активные нерестовые подходы отмечаются в начале мая, когда прибрежные воды прогреваются до 1–3 °С, а массовый нерест происходит в июне при температуре воды от 6 до 8,7 °С (Юсупов, Кашенко, 2012*б*). По данным А.М. Панфилова (2004), у охотской сельди наиболее ранние подходы отмечались 24 апреля (1950), наиболее поздние заканчивались 24 июля (1955).

Сроки нереста гижигинско-камчатской сельди зависят от времени очищения зал. Шелихова ото льда (Правоторова, 1965*а*), биомассы популяции (Трофимов, Смирнов, 2001) и температуры придонного слоя в районе зимовки сельди (Фигуркин, Смирнов, 2008*а*).

В Гижигинской губе сельдь ранее образовывала большие малоподвижные скопления, которые порой продолжительное время перед нерестом и после него отстаивались в прибрежной зоне (Правоторова, 1965*а*). В последние годы ее скопления в основном состоят из мелких подвижных косяков, которые, быстро подойдя к берегу и отнерестившись, сразу же отходят в море (Смирнов, 2005*б*).

На нерестилища дальневосточные сельди обычно подходят волнами – их бывает от двух до четырех (Науменко, 2001). У гижигинско-камчатской сельди таких волн бывает две, но в последние годы, по нашим данным, чаще наблюдается только одна. Размеры подходящих на нерестилища особей с течением нереста уменьшаются: первыми подходят самые крупные особи, последними – мелкоразмерные, зачастую впервые созревшие рыбы.

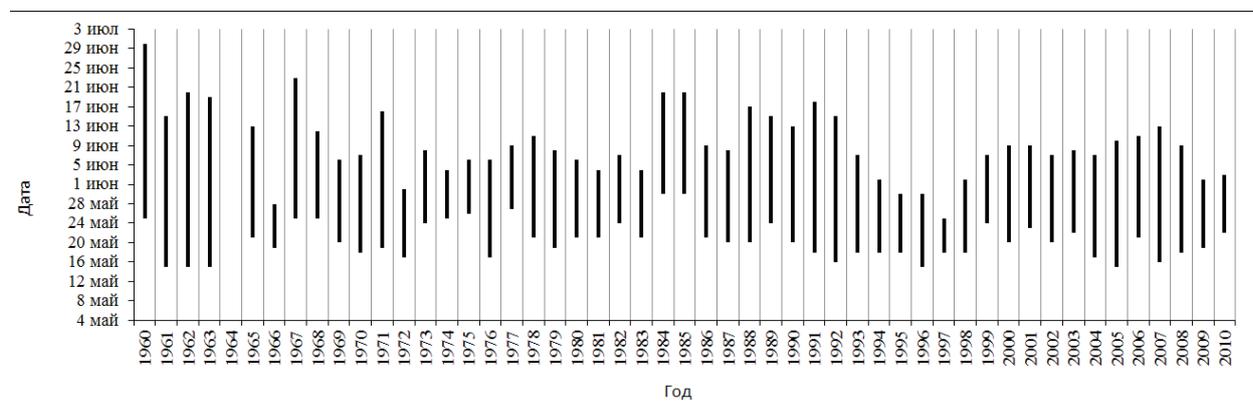


Рис. 13. Сроки начала и окончания нерестовых подходов гижигинско-камчатской сельди в 1960–2010 гг.

В ходе нереста сельдь держится небольшими группами, плотно прижимаясь к субстрату, часто даже трется об него боками и брюшком, делая резкие движения и сильно изгибая тело. Аналогично сельдь себя ведет и при нересте в ловушках ставных неводов, когда самки, выметывая икру, трутся о стенки ловушки. Видимо, тактильный контакт сельди с субстратом необходим для успешного откладывания икры (Галкина, 1959*а*; Белый, 2008*а*).

Обычно последовательное заполнение нерестилищ происходит с запада на восток (Смирнов, 2004*а*). Однако наблюдались и случаи одновременных подходов к различным нерестилищам (Смирнов, 2001*б*). Количество отложенной на различные нерестилища икры варьирует по годам. Так, по результатам водолазной съемки, проведенной с участием автора (Вышегородцев, 1997) на РС «Убежденный», в июне 1988 г. на западных нерестилищах (от м. Вилигинский до м. Опасный) было отложено минимальное количество икры, а максимальное – на восточных (от р. Чайбуха до м. Тайгонос). По данным М.Н. Белого (2007), в 2003 г. основное количество икры было отложено на мелководье Наяханской губы (центральные нерестилища).

Мелкая сельдь длиной 16–21 см иногда подходит на нерест значительно позже (в конце июня – начале июля) и штучно вылавливается как прилов ставными лососевыми неводами (Смирнов, 2013*в*). После нереста сельдь начинает интенсивно питаться, постепенно смещаясь из прибрежья на глубину.

Колебания солености воды не оказывают значительного влияния на развитие икры. Для тихоокеанской сельди Н.И. Науменко (2001) считает, что оплодотворенная икра достаточно эвригалинна. И.А. Пискунов (1954) сообщает, что личинки гижигинско-камчатской сельди, развившиеся из икры, отложенной в устье небольшой реки в бух. Эмпоеем, вели себя активно и не проявляли болезненных признаков, хотя в полный отлив по обыкренному субстрату протекала совершенно пресная вода, а в полный прилив соленость в этом месте достигала 24,07 ‰. И.К. Трофимов (2006a) высказывает мнение, что опреснение является фактором, компенсирующим воздействие низкой температуры на нерестовое поведение тихоокеанской сельди.

Для сахалино-хоккайдской сельди, нерестившейся у юго-западного побережья о. Сахалин в период 1985–1996 гг., средняя температура воды на нерестилищах колебалась от 2,4 до 13,0 °С. Соленость в среднем составляла 29,0–30,0 ‰ (Ившина, 2008). Существует мнение, что оптимальными значениями температуры и солености для икры и личинок тихоокеанской сельди являются, соответственно, 5,5–8,7 °С и 13,0–19,0 ‰ (Alderdice, Velsen, 1971, цит. по: Юсупов, Кашенко, 2012a).

Специфика условий эмбрионального развития гижигинско-камчатской сельди заключается еще и в том, что большая часть нерестилищ регулярно осушается. Это обуславливает продолжительное (8 и более часов в сутки) нахождение икры вне воды под влиянием атмосферных условий, особенно солнечных лучей, поэтому верхний слой отложенной икры погибает. Толщина кладки (количество отложенных слоев икры) и геометрия поверхности нерестового субстрата также влияют на выживаемость икры. При условии отрицательного влияния внешних условий наибольшая выживаемость икринок отмечена в двух верхних слоях кладки, а в толще кладки их смертность довольно высока (Галкина, 1959a; Душкина, 1988). Относительно поверхности и морфологии нерестовых субстратов М.Н. Белым (2008b) показано, что для максимально эффективного развития икры сельди наибольшей ценностью обладают субстраты, для которых характерно формирование радиальных кладок икры вокруг центрального цилиндрического или конического стержня. Такими субстратами преимущественно являются макрофиты, слоевища которых представляют собой шнуры или разветвленные кусты, например, *Cystoseira crassipies*.

Продолжительность инкубационного периода развития икры сельди в среднем составляет 14 дней (Пискунов, 1954).

У тихоокеанской сельди длина выклюнувшихся личинок варьирует в пределах 5,5–10,0 мм и определяется размерами икринок и продолжительностью эмбрионального развития. Личинки в течение нескольких суток обитают в районах нерестилищ, откуда их постепенно выносит течениями в акваторию губы и затем в открытое море. Дальнейшая выживаемость личинок зависит от воздействия комплекса факторов, среди которых – обеспеченность пищей, численность хищников, гидрологический и температурный режим, чистота акватории и др. В открытых пространствах подростки сельди обитают в верхнем слое воды (0–30 м) над глубинами 50–200 м. К осени они собираются в косяки и вновь подходят в прибрежную зону, предпочитая приустьевые пространства рек. По мере охлаждения воды в прибрежье мальки откочевывают на глубины 50–200 м, где обитают при широком диапазоне температуры (от –1 до 3 °С), совершая вертикальные кормовые миграции, подобно взрослым рыбам (Качина, 1986).

Исследования прошлых лет (Галкина, 1959a; Вышегородцев, 1994a) показали, что в качестве нерестового субстрата сельдь Гижигинской губы предпочитает водную растительность. Совокупность гидрологических и геоморфологических особенностей прибрежного комплекса Гижигинской губы позволяет оценить их влияние на формирование водорослевых зарослей в целом как негативное. В прибрежье Гижигинской губы отмечается преобладание песчаных грунтов, открытость побережья, наличие развитого ледового покрова в

зимний период, усугубленное прибрежным мелководьем, и значительное влияние выноса многочисленных рек. Эти факторы определяют существование водорослевого пояса в виде прерывистой слаборазвитой полосы смешанных зарослей макрофитов прибрежно-ленточного типа. Водорослевый пояс образует локальные, незначительные по площади и запасу, скопления водорослей в восточных и кутовых частях отдельных бухт на глубинах до 15 м. Основу таких скоплений в Гижигинской губе составляют следующие виды: ламинария Гурьяновой *Laminaria gurjanovae*, ламинария прижатая *L. appressirhisa*, фукус исчезающий *Fucus evanescens*, лессония ламинариевидная *Lessonia laminarioides*, цистозира толстоногая *Cystoseira crassipies*. В отдельных районах, особенно в восточной части губы, значительное место в фитоценозах занимают красные водоросли.

В Гижигинской губе сельдь нерестится большей частью на участках с развитым водорослевым покровом. Грунт в районах нереста каменистый (галечник, крупные валуны). В некоторых случаях нерест проходит на участках с песчано-илистым дном, с редкими небольшими камнями, где произрастают отдельные растения ламинарии Гурьяновой, а отложенная икра в значительной степени заносится песком и илом.

Кладки икры располагаются от уреза воды до глубины 10–11 м, с наибольшей концентрацией на глубине 2–7 м (глубина приводится по уровню прилива). С учетом высоких перепадов уровня воды в результате приливно-отливной деятельности, характерных для исследуемой акватории, во время отлива значительная площадь нерестилищ осушается.

Как по литературным данным (Душкина, 1988; Вышегородцев, 1994а; Белый, 2008а), так и по нашим наблюдениям, подавляющая часть икры – от 85 до 97 % откладывается на водоросли, некоторое ее количество откладывается на грунт или иной субстрат. При этом отложения икры не на водоросли, а на другие виды субстрата, как правило, невелики – в 1–2 слоя и имеют мозаичный характер. Данные икорных водолазных съемок, проведенных ФГУП «МагаданНИРО», позволяют говорить о том, что нерестилища сельди в Гижигинской губе делятся на две категории: с развитым водорослевым покровом («водорослевые нерестилища») и нерестилища на участках, малопригодных для произрастания водорослей («грунтовые нерестилища»). Ведущее значение в воспроизводстве гижигинско-камчатской сельди имеют «водорослевые нерестилища».

Наибольшие коэффициенты обькрения отмечены на водорослях, талломы которых характеризуются множественностью ветвлений и наличием большого количества мелких отростков: цистозира толстоногая и красные водоросли. Икра прикрепляется к растениям этих видов в больших количествах и довольно прочно.

Несколько меньший коэффициент обькрения характерен для видов с малочисленными ветвлениями на относительно крупные элементы, но обладающие сложным рельефом поверхности слоевищ, таких как фукус исчезающий и лессония ламинариевидная. Прочность прикрепления икры к растениям этих видов также достаточно высока. Ламинарии, для слоевищ которых характерна гладкая поверхность, имеют коэффициент обькрения наиболее низкий из всех обследованных видов. При этом в большинстве случаев наблюдается отслоение икры от слоевища даже при небольших механических воздействиях.

Склонность сельди к нересту на полузакрытых акваториях с глубинами 2–7 м при отсутствии избирательности к определенным видам макрофитов определяет более значимую роль доминирующих видов водорослей. Одним из таких видов на акватории Гижигинской губы является лессония ламинариевидная (по данным последних исследований – псевдолессония ламинариевидная) (Белый, 2011), занимающая 42,7 % площади обследованных нерестилищ. Ламинария Гурьяновой, для которой более типичен горизонт 8–10 м, где она часто образует монодоминантные заросли, занимает лишь 16,7 % площадей нерестилищ (Смирнов 2004б).

Способность макрофитов образовывать заросли с высокими показателями биомассы и проективного покрытия дна также повышает их значимость как нерестового субстрата. По нашим данным, красные водоросли при средней биомассе 1200 г/м², обладающие одним из самых высоких коэффициентов обикрения – 0,71 и занимающие 29,9 % площади нерестилищ, имеют самый низкий показатель плотности обикрения – 0,89 млн. икр./м².

Особую ценность как нерестовый субстрат имеет цистозира толстоногая, для которой характерны устойчивость к штормам и надежность прикрепления икринок к поверхности растений, что способствует более высокой выживаемости икры (Белый, 2009).

Ценность как нерестовый субстрат представляет и псевдолессония ламинариевидная, на заросли которой откладывается до 70 % икры. На грунт гижигинско-камчатской сельдью откладывается от 3 до 15 % икры, при этом в значительных объемах она заносится песком и илом, что, видимо, приводит к ее гибели (Смирнов 2004б). У охотской сельди в отдельные годы (1987 г.) на грунт откладывалось до 48 % икры, которая, как правило, погибала (Фархутдинов и др., 1989).

По данным водолазных икорных съемок, в 1950-е гг. плотность обикрения составляла 1,413 млн. икр./м² (Галкина, 1959а), в 1988 г. на центральных нерестилищах (пос. Эвенск) она была равна 1,642 млн. икр./м² (Вышегородцев, 1994а), в 1999 г. – 2,469 млн икр./м² (Смирнов, 2000а), в 2002 г. – 1,786 млн. икр./м² (Смирнов 2004б). По плотности отложенной икры гижигинско-камчатская сельдь занимает промежуточное положение между охотской и корфо-карагинской популяциями (Вышегородцев, 1997).

Имеющиеся в нашем распоряжении наблюдения за нерестовыми подходами сельди на нерестилище, расположенное вблизи устья р. Большая Гарманда в 1996–2007 гг. (район пос. Эвенск), показывают наличие взаимосвязи между началом массового нереста сельди в исследуемом районе и сроками окончания ледохода на вышеуказанной реке, которая хорошо аппроксимируется полиномиальным уравнением: $y = 0,0341x^4 - 0,601x^3 + 3,75x^2 - 10,329x + 35,286$, где y – дата начала массового нереста, x – дата окончания ледохода (Смирнов, 2009в). Возможно, эта связь имеет не прямой, а опосредованный характер.

Для детального изучения процесса нереста в ловушке ставного невода, используемой в качестве садка, и вокруг нее на естественных нерестилищах, нами в 1999–2001 гг. были проведены научно-исследовательские работы (Смирнов, 2009г).

Соотношение массы водорослей и массы отложенной на них икры ориентировочно составило:

- по итогам водолазной съемки и данным, полученным с контрольных тросов, выставленных на естественных нерестилищах 1 : (0,5–3,0);
- в садке – 1 : (5–7), а в отдельных случаях 1 : 10.

СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ, ВОЗРАСТ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ

Соотношение полов. Ряд авторов (Поляков, 1962; Новоженев, 1971) считают, что на изменение условий жизни и кормовой базы популяции отвечает изменением половой структуры, а это связано, в свою очередь, с изменением в темпе воспроизводства популяции и в качестве воспроизводимого потомства. Другие (Алтухов, Рычков, 1970; Алтухов, 1974) придерживаются мнения о наличии генетического механизма поддержания равновесного соотношения полов в популяции, в целом отмечая, что при изменении его в субпопуляциях, для системы как целого, соотношение доли самок и доли самцов остается равным.

По мнению Г.В. Никольского (1960), соотношение полов в нерестовой части популяции у рыб отражает специфику взаимосвязей популяции со средой: половая структура популяции вида является таким же приспособительным свойством, как и другие признаки вида.

Доля самок в популяции гижигинско-камчатской сельди изменялась по годам наблюдений довольно значительно: от 40,2 (1982) до 56,3 % (2001). Среднемноголетняя доля самок за весь период наблюдений составила 50,7 % (см. табл. 4 Приложения на 164 с.). Соотношение полов в нерестовых частях популяций сельди морей Дальнего Востока меняется с возрастом – в младших возрастных группах преобладают самцы, в старшевозрастных – численно доминируют самки (Никольский, 1974; Науменко, 2001).

У гижигинско-камчатской сельди это также прослеживается: в среднемноголетнем аспекте самцы преобладали не только в младше-, но и в средневозрастных группах (исключая 7-годовиков, где их доля была равной 49,7 %), составляя от 71 % у 3-годовиков, до 50,2 % у 8-годовиков и лишь с возраста 10 лет начинали доминировать самки (табл. 28).

Для сельди, обитающей в западной части Берингова моря, у четырехгодовиков отмечена следующая типичная особенность: в периоды удовлетворительного состояния популяции самки составляли всего около 30 % зрелых рыб этого возраста. Во всех остальных случаях доля самок возрастала до 40–42 % (Науменко, 2001).

У гижигинско-камчатской сельди в исследуемый период наблюдалась сходная картина, хотя соотношение цифр было иным: в период с низким уровнем запаса (1978–1987), доля самок среди зрелых четырехгодовиков в среднем была 48,5%, изменяясь от 28,6 до 100 % в отдельные годы, а в период восстановления численности (1988–1997) она составляла в среднем 39,2 %, варьируя от 18,8 до 62,5 % (см. табл. 28).

В период с низким уровнем запаса доля самок составляла 51,0 %, в период восстановления численности этот показатель снижался до 49,2%, а в период стабилизации и роста – снова увеличился до 51,5 % (Смирнов, 2011*б*). Для нерестовой корфо-карагинской сельди Н.И. Науменко (2001) показал, что при низком уровне запаса доля самок возрастает, а в период восстановления численности – уменьшается. Видимо, изменение доли самок в популяции является проявлением адаптационно-компенсаторных механизмов на изменения численности популяции.

Половозрелость. Гижигинско-камчатская сельдь начинает созревать с 3 лет при длине тела 19–20 см (Фадеев, 2005). Массовое половое созревание происходит в 6 лет при размерах 25–26 см. Доля зрелых рыб в возрасте 8 лет составляет 94 %, а в возрасте 9 лет все особи являются половозрелыми (Смирнов, 2006*а*). Начиная с 1998 г., в нагульный период значительно снизилось количество зрелых особей в младшевозрастных группах (от 3+ до –4+), а возраст массового полового созревания в последние годы составляет уже не 5, как это было в период 1988–1992 гг. (Смирнов, 1994), а 6 лет (табл. 29), причем замедлился темп созревания как самцов, так и самок (табл. 30).

Н.И. Науменко (2001) считает, что для дальневосточных сельдей в периоды роста численности производителей созревание замедляется. Наши данные по созреванию гижигинско-камчатской сельди согласуются с этим утверждением и подтверждают отмечаемый в ходе авиаучетов и траловых съемок рост ее запасов в последние годы.

Доля самок нерестовой гижигинско-камчатской сельди, осредненная по периодам в 1978–2010 гг., %

Период	Возраст, лет																Экз.	Среднее значение
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16				
1978–1987	30,8	48,5	50,8	51,5	49,5	46,3	49,1	52,5	53,7	61,2	64,9	69,9	80,6	75,0	10 323	51,0		
1988–1997	18,2	39,2	48,2	49,4	50,3	49,6	46,6	50,3	49,0	52,4	58,4	55,4	53,9	59,6	12 438	49,2		
1998–2010	42,9	48,0	47,9	47,6	50,7	51,7	50,6	54,7	59,9	56,6	58,7	58,5	77,8	50,0	13 109	51,5		
1978–2010	29,0	42,8	49,1	49,2	50,3	49,8	49,2	53,0	53,7	55,7	59,7	60,0	58,2	63,9	35 870	50,7		

Среднемноголетняя доля половозрелой гижигинско-камчатской сельди по возрастным группам в нагульный период, %

Период	Возраст, лет						
	2+	3+	4+	5+	6+	7+	
1988–1992	1,5	23,8	67,3	87,4	93,9	99,5	
1998–2010	2,8	15,7	35,5	62,4	85,9	93,9	

Среднемноголетняя доля половозрелых самок гижигинско-камчатской сельди по возрастным группам в нагульный период, %

Период	Возраст, лет					
	2+	3+	4+	5+	6+	7+
1988–1992	2,4	24,2	54,1	90,2	95,2	100,0
1998–2010	2,1	10,1	35,0	60,8	89,2	97,1

МАССА ГОНАД И ИХ АНОМАЛИИ

Масса гонад. Масса гонад рыб, в зависимости от стадии их развития, сильно варьирует. Поэтому материалы могут сравниваться только в том случае, если подвергаемые анализу особи имеют одинаковую стадию зрелости гонад. Для анализа использована масса гонад, находящихся в IV стадии развития (табл. 31). Средняя масса гонад гижигинско-камчатской сельди перед началом нереста составляла за весь период наблюдений 59 г у самок и 41 г у самцов. В зависимости от состояния запаса показатели массы гонад варьировали. Так, в период депрессии этот показатель составлял 43 г у самцов и 54 г у самок. В период их восстановления у самцов масса гонад, по сравнению с предыдущим периодом, не изменилась – 43 г, но размах колебаний увеличился (14–93 г в 1978–1987 гг. против 9–106 г в 1988–1997 гг.). У самок в период восстановления запаса масса гонад увеличилась на 18 г и размах колебаний также увеличился (10–123,5 г в 1978–1987 гг. против 14–155 г в 1988–1997 гг.). В период стабилизации и роста запаса масса гонад самцов в среднем снизилась на 5 г, если сравнивать с предыдущими периодами, у самок этот показатель также снизился на 19 г, по сравнению с предыдущим периодом и на 1 г по сравнению с периодом депрессии (см. табл. 31).

У самок корфо-карагинской сельди наблюдается сходная картина – в годы высокого уровня запасов и депрессии яичники у сельди всех возрастных классов были заметно мельче, чем в периоды низкого уровня запаса и его восстановления (Бонк, Науменко, 1997; Науменко, 2001). Для этой же популяции сельди Н.И. Науменко (2011) показал, что у быстрорастущих поколений, которые появились в годы среднего и низкого уровня запасов, масса половых продуктов самок была выше среднегодовалой.

Таблица 31

Масса половых продуктов на IV стадии зрелости нерестовой гижигинско-камчатской сельди по периодам, г

Годы	Самки				Самцы			
	Min	Max	Ср. знач.	Экз.	Min	Max	Ср. знач.	Экз.
1978–1987	10	123,5	53,84	429	14	93	43,09	329
1988–1997	14	155	71,74	677	9	106	43,08	345
1998–2010	10	130	52,76	1378	9	90	37,69	971
1978–2010	10	155	59,45	2484	9	106	41,29	1645

Известно, что масса половых продуктов увеличивается с возрастом, длиной и массой тела рыб. По нашим данным, связи массы гонад самцов и самок гижигинско-камчатской сельди с вышеуказанными показателями носят различный характер.

В разные периоды состояния популяции: депрессии запаса (1978–1987), их восстановления (1988–1997), стабилизации и роста (1998–2010) масса гонад и длина тела самцов успешно описываются уравнениями линейной зависимости: $y = 5E-0,7x^{5,442}$, $R^2 = 0,698$; $y = 8E-0,6x^{4,556}$, $R^2 = 0,708$; $y = 1E-0,5x^{4,461}$, $R^2 = 0,620$.

У самок эти показатели связаны между собой уравнениями такого же типа: $y = 4E-0,6x^{4,916}$, $R^2 = 0,744$; $y = 6E-0,6x^{4,749}$, $R^2 = 0,830$; $y = 2E-0,5x^{4,397}$, $R^2 = 0,727$.

Связь массы гонад с массой тела гижигинско-камчатской сельди выражена более всего и также описывается уравнениями степенной функции у самцов: $y = 0,005x^{1,627}$, $R^2 = 0,811$; $y = 0,023x^{1,332}$, $R^2 = 0,801$; $y = 0,0223x^{1,351}$, $R^2 = 0,717$ и линейной у самок: $y = 0,284x - 19,20$, $R^2 = 0,820$; $y = 0,271x - 18,04$, $R^2 = 0,902$; $y = 0,2592 - 12,782$, $R^2 = 0,787$.

Связи массы гонад и возраста гижигинско-камчатской сельди выражаются уравнениями степенной функции у самцов: $y=1,028x^{0,531}$, $R^2 = 0,520$; $y=1,765x^{0,422}$, $R^2 = 0,574$; $y=1,8214x^{0,414}$, $R^2 = 0,602$ и у самок: $y=1,012x^{0,56}$, $R^2 = 0,629$; $y=0,902x^{0,531}$, $R^2 = 0,738$; $y=1,047x^{0,519}$, $R^2 = 0,690$.

Н.И. Науменко (2001) отмечает, что у корфо-карагинской сельди степень связи массы яичников в большей степени зависит от длины и массы тела самок, чем от возраста. Эта особенность характерна и для гижигинско-камчатской сельди – степень связи между массой гонад и возрастом у нее ниже, чем зависимости этого показателя с длиной и массой тела рыб.

Интересно отметить, что различное состояние запасов популяции не влияет на характер зависимостей массы гонад от длины, массы тела и возраста гижигинско-камчатской сельди. В то же время взаимозависимости этих показателей у самок отличаются от таковых у самцов (Смирнов, 2013г).

Аномалии гонад

В 2001 г. в наших сборах были отмечены рыбы с аномалиями половых продуктов (Микодина и др., 2005). У части особей гонады имели синюшную окраску и были сморщены, что обычно характерно для давно отнерестившихся рыб (Наумов, 1956). Однако у гижигинско-камчатской сельди рыбы с такой морфологией гонад были обнаружены среди еще не приступавших к нересту рыб. По внешнему виду такие половые железы были приняты за яичники, поэтому таких рыб при анализе предварительно называли «яловыми самками», подчеркнув тем самым их неготовность к участию в нересте текущего года.

Встречаемость «яловых самок» значительно варьировала: от 0 до 32,7 % и была наибольшей в районах, расположенных на определенных нерестилищах. Это, например, участки побережья в 1,5 км западнее устья р. Малая Гарманда (61°53' с. ш. – 159°22' в. д.) и западнее распадка Японка (61°54' с. ш. – 159°16' в. д.). В других прибрежных регионах доля яловых самок была небольшой и колебалась в пределах нескольких процентов.

Для того чтобы выяснить реальное состояние половых клеток в гонадах «яловых самок» гижигинско-камчатской сельди и дать окончательное заключение о том, будут или не будут эти рыбы участвовать в нересте, было проведено гистологическое изучение их яичников.

Первым этапом работ было изучение состояния половых клеток в нормальных по внешнему виду яичниках сельди. Сравнение клеточного состава гонад «яловых самок» гижигинско-камчатской сельди с яичниками нормальных самок охотоморской сельди показало, что половые клетки в гонадах «яловых» рыб находились в состоянии резорбции. У одних самок резорбируются ооциты, причем процесс резорбции затрагивает как фолликул и оболочки, так и цитоплазму и желток, что отражает последовательные этапы процесса резорбции. У дальневосточных сельдей резорбция ооцитов начинается с яичковых оболочек, а в дальнейшем разрушаются внутренние компартменты ооцита (Семенов, 1975б). В яичниках части рыб, находившихся в преднерестовом состоянии, имеются вителлогенные ооциты, уже лишенные яичковой и фолликулярных оболочек, что является свидетельством завершения первого этапа резорбции. У других особей, гонады которых находились в посленерестовом состоянии, наряду с резорбцией остаточных невыметанных ооцитов, видна дегенерация и цитоплазматических ооцитов – генерации следующего года. Такая картина частичной резорбции встречается у некоторых малоупитанных сельдей в период морского нагула (Семенов, 1975б).

При гистологическом анализе выяснилось, что половые клетки в гонадах анализируемых нами рыб находятся в состоянии резорбции на разных фазах этого процесса. Среди исследованных рыб, которые по состоянию гонад были визуально определены как «яловые самки», часть особей (около 20 %) оказалась самцами. Их семенники также находились в состоянии резорбции, причем генеративная ткань семенника находилась на разных фазах этапа дегенерации. В литературе до сих пор отсутствовали сведения о резорбции генеративной ткани в семенниках сельдей.

В литературе указывается, что у сельдей в различных районах Дальнего Востока могут происходить дегенеративные явления в половых клетках, но они встречаются после окончания основного нереста и не более, чем у 10 % рыб. Резорбция ооцитов описана также у целых косяков гижигинско-камчатской сельди, главным образом у рыб крупных размеров, наблюдавшаяся в середине июня. Она объясняется невозможностью вымета половых продуктов частью самок из-за ограниченности мест на нерестилищах (Галкина, 1959б).

Изучение особенностей морфологии гонад самцов и выявление отклонений в их строении не проводили, однако считаем необходимым в ближайшее время провести оценку и этого показателя. Эта рекомендация вызвана тем, что у некоторых видов рыб резорбция половых клеток приводит к замещению генеративной ткани соединительной и деформации половых желез (Микодина, Пукова, 2002).

Появление производителей рыб с «яловыми» гонадами, в которых идет деструкция половых клеток, возможно вследствие наличия в среде обитания рыб различных токсических агентов или влияния антропогенных факторов различного типа (Савваитова и др., 1995; Белова и др., 1998; Павлов и др., 1999; Рубан, 2000). Подобные нарушения строения половых желез при далеко зашедших процессах ведут к появлению аномалий гонад, как это выявлено у каспийских осетровых (Романов и др., 2002) и сельдей (Микодина и др., 2002), а также на возможность пропуска рыбами нерестового сезона (Монастырский, 1952). Нельзя исключать и того, что обнаруженные нарушения могут быть обусловлены саморегуляционными процессами в популяции в связи с достаточно высокой численностью.

Полученные данные о резорбции половых клеток в гонадах «яловых» рыб мы рекомендуем использовать для коррекции расчета популяционной плодовитости при оценке эффективности естественного воспроизводства популяции гижигинско-камчатской сельди (Микодина и др., 2005).

ПЛОДОВИТОСТЬ

Эффективность воспроизводительной способности популяции зависит не только от численности производителей, возрастной структуры стада, доли самок в каждой возрастной группе, но и от показателей индивидуальной абсолютной, относительной и популяционной плодовитости. Под этими терминами мы подразумеваем следующие понятия.

Индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) – общее количество зрелых икринок, выметываемое одной самкой за один нерестовый сезон.

Индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) – количество зрелых икринок, выметываемых одной самкой за один нерестовый сезон в пересчете на один грамм массы тела самки без внутренностей (Иванков, 2001).

Популяционная плодовитость (ПП) – количество зрелых икринок, выметываемых всеми самками популяции за один нерестовый сезон (Анохина, 1969).

Размеры ооцитов. Диаметр одной икринки гижигинско-камчатской сельди, по данным анализа 80 ястыков на IV стадии зрелости, взятых в мае 2005 г., составил в среднем 1,5 мм, с колебаниями от 1,2 до 1,7 мм (Смирнов и др., 2006). По данным Ю.Ю. Марти (1956), у весенних сельдей Ирландского моря диаметр икринок колеблется от 1 до 1,3 мм, для летних и осенних сельдей: 0,7–1,0 мм. Н.И. Науменко (2001) сообщает, что у корфо-карагинской сельди размеры икринок увеличиваются по мере роста самок: от 1,3 мм у рекрутов до 1,5 мм у старшевозрастных рыб. Размеры ооцитов озерных сельдей Камчатки (из яичников на IV стадии зрелости) изменялись в следующих пределах: оз. Нерпичье – 1,2–1,6 мм, оз. Виллой – 1,0–1,8 мм, оз. Калагирь – 0,8–1,7 мм (Трофимов, 2006б).

Индивидуальная абсолютная плодовитость. По нашим данным, ИАП гижигинско-камчатской сельди в 1978–2010 гг. колебалась от 8,8 тыс. икр. (у особи с длиной тела 22,6 см, массой тела 80 г, в возрасте 5 лет) до 123 тыс. икр. (35,3 см, 335 г, 14 лет) и в среднем составила 46 тыс. икр. Интересно отметить, что эти рыбы не были самыми младшими или старшими по возрасту экземплярами из рассматриваемой выборки. Так, нами обнаружены две особи в возрасте 3 года, имевшие ИАП в 11,1 и 18,8 тыс. икр., а рыбы предельного возраста (16 лет) имели ИАП от 57,4 до 97,4 тыс. икр.

С увеличением размеров и массы тела самок ИАП возрастала (см. табл. 5, 6 Приложения на с. ___), хотя у самых крупных сельдей (более 36 см и свыше 380 г) наблюдалось некоторое снижение приростов плодовитости, что объясняется, видимо, замедлением их темпа роста и затуханием репродуктивных способностей. Аналогичное явление отмечено также у охотской сельди (Тюрнин, Елкин, 1977) и сельди оз. Нерпичье (Трофимов, 1995). У корфо-карагинской сельди, находящейся в преднерестовом состоянии, масса икринок в каждом конкретном году зависит от возраста, длины и массы рыб, а наиболее успешным воспроизводство было в годы, когда средневзвешенная масса икринок относительно возрастного состава была наименьшей (Науменко, 2012а). Этот же автор показывает, что многолетняя динамика массы икринок колеблется с периодичностью, равной 11 годам, и обуславливается изменчивостью возрастной структуры производителей (Науменко, 2012б).

В пределах размерных и весовых групп ИАП изменялась неодинаково – у более крупных особей она более стабильна, а размах колебаний был незначителен. В целом характер степенных зависимостей, установленных Е.П. Правоторовой (1983а), не изменился и для рассматриваемого периода (1978–2010) описывается следующими уравнениями.

Для длины тела: $y = 0,0006x^{3,3475}$ при $R^2 = 0,754$, где y – ИАП, x – длина тела самок.

Для массы тела: $y = 0,2527x^{0,9742}$ при $R^2 = 0,715$, где y – ИАП, x – масса тела самок.

Среди исследованных самок гижигинско-камчатской сельди доминировали особи в возрасте от 4 до 14 лет. Отмечен лишь 1 экз. в возрасте 3 лет, 18 экз. – 15-летних и 4 – в возрасте 16 лет. Наиболее многочисленными были 8-летки, которые составляли 15% от всех проанализированных рыб.

В пределах отдельных возрастных групп размах колебаний ИАП изменялся от 1,9 до 4,3 раз у младшевозрастных рыб и до 1,7–2,5 раз – у особей старших возрастов.

Несмотря на колебания в пределах возрастных групп, ИАП гижигинско-камчатской сельди у 4–11-летних особей возрастала пропорционально увеличению возраста на 4–6 тыс. икр. при переходе от одного возрастного класса к другому. У старшевозрастных рыб изменения ИАП были незначительны (см. табл. 7 Приложения на с. 167).

У охотской сельди ИАП с возрастом увеличивалась лишь до 9 лет, а затем уменьшалась, что Б.В. Тюрнин (1975) связывает с наступлением старости.

Общая зависимость между ИАП и возрастом выражалась уравнением: $y = 5,5831x^{0,9835}$ при $R^2 = 0,734$, где y – ИАП, x – возраст самок.

Если же рассматривать изменения ИАП в зависимости от уровня численности популяции, то прямой зависимости не прослеживается (Смирнов, 2009а).

У гижигинско-камчатской сельди, как и у многих других рыб, поколения, рожденные в разные годы, могут значительно отличаться по численности. При сравнении по возрастным группам средних значений ИАП поколений различной урожайности однозначной связи не прослеживается, хотя эти показатели у поколений высокой численности в большинстве возрастных классов (4–6, 8–15 лет) ниже, чем у поколений средней численности и ниже, чем у поколений низкой численности во всех основных возрастных классах (4–15 лет).

В целом, средняя ИАП рыб высокоурожайного поколения на 1,85 тыс. икр. ниже, чем среднеурожайного и на 3,3 тыс. икр. ниже, чем низкоурожайного, что, видимо, является проявлением эффекта саморегуляции численности популяции в ответ на колебания уровня запаса (табл. 32). У атлантическо-скандинавской сельди урожайные поколения также характеризуются низкой плодовитостью (Крысов, 2000).

Швайгерт с соавторами (Schweigert et al., 2010), сравнили сельдь из двух районов: района Сан-Франциско и западного побережья о. Ванкувер и установили достоверную корреляцию между плодовитостью сельди и численностью хищников (морских млекопитающих). В районе Сан-Франциско ими отмечен как рост численности хищников, так и увеличение плодовитости, что, видимо, является компенсаторной реакцией популяции на условия среды в целом. В то же время, у западного побережья о. Ванкувер, где хищничества морских млекопитающих практически нет, при прочих равных условиях окружающей среды, плодовитость сельди уменьшалась.

На изменения плодовитости влияют и другие внешние факторы. Так, повышение средней абсолютной плодовитости нерестовой сельди возраста 5–10 лет отмечено в годы с повышенной ледовитостью и пониженной температурой вод в районах зимовки (Фигуркин, Смирнов, 2008б).

Индивидуальная относительная плодовитость. Число икринок, приходящихся на 1 г массы тела (индивидуальная относительная плодовитость – ИОП), у гижигинско-камчатской сельди колебалось от 102 до 411 икринок и в среднем составляло 226 икринок.

С увеличением длины тела ИОП возрастала, однако у самых крупных рыб этот показатель последовательно уменьшался (см. табл. 8 Приложения на с. 168). Четко выраженной связи между средними значениями ИОП и массой тела самок не прослеживается (см. табл. 9 Приложения на с. 169). С увеличением возраста ИОП у 3–8 летних особей увеличивалась, затем, от 8 к 12 годам, происходило снижение этого показателя (см. табл. 10 Приложения на с. 170). Подобное явление отмечено и у охотской сельди – у старшевозрастных групп ИОП была меньше, чем у более молодых рыб (Тюрнин, 1975). Наблюдаемое увеличение ИОП от 12 к 14 годам, вероятно, связано не с биологическими причинами, а с недостаточным количеством проанализированных особей в этих возрастных группах.

**Индивидуальная абсолютная плодовитость гижигинско-камчатской сельды
по поколениям, тыс. икр.**

Урожайность поколений	Возраст, лет											Экз.	Среднее значение			
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13			14	15	16
Высокая	-	20,57	27,11	30,92	40,30	43,82	48,70	53,12	56,06	59,04	60,02	67,29	68,30	-	336	43,08
Средняя	18,79	23,24	27,31	32,12	37,84	45,17	49,51	54,04	56,34	61,14	81,35	80,74	88,25	64,09	644	44,93
Низкая	11,10	20,84	28,74	34,68	40,82	45,45	53,02	54,14	59,48	59,40	74,40	79,39	75,89	93,28	493	46,38

Популяционная плодовитость. Важнейшей характеристикой воспроизводительной способности популяции является популяционная плодовитость (ПП).

М.В. Бондаренко с соавторами (2008), рассматривая популяцию норвежской весенне-нерестующей сельди, указывает на популяционную плодовитость, как на основу универсального показателя условий формирования численности поколений.

Для сельди залива Петра Великого показано, что репродуктивный потенциал популяции зависит от относительной численности каждого возрастного класса, длительности генеративного периода, темпа полового созревания производителей (Черноиванова, 2011).

В 1978–2010 гг. ПП гижигинско-камчатской сельди изменялась в соответствии с колебаниями величины биомассы и численности нерестовой части популяции.

У гижигинско-камчатской сельди популяционная плодовитость в рассматриваемый период колебалась от 6,6 до 41,6 трлн. икр., при средней величине 19,0 трлн. икр. В период низкого уровня запасов ПП в среднем составила 12,1 трлн. икр., а в период высокого – увеличилась до 23,6 трлн. икр. Минимальные и максимальные значения этого показателя также напрямую зависели от уровня запасов популяции (табл. 33). У охотской сельди ПП в годы высокой численности запаса превышала таковую в годы депрессивного состояния стада более чем в 40 раз (Фархутдинов, 2005а).

Таблица 33

**Популяционная плодовитость гижигинско-камчатской сельди
в 1978–2010 гг., трлн. икр.**

Годы	Пределы колебаний		Среднее значение
1978–1987	6,6	21,7	12,1
1988–1997	13,8	25,6	21,2
1998–2010	14,0	41,6	23,6
1978–2010	6,6	41,6	19,0

Вступление с 2007 г. в массовом количестве в нерестовой запас урожайных поколений 2002–2004 гг. рождения привело к уменьшению средних размеров и возраста рыб в популяции, а их низкая индивидуальная плодовитость способствовала снижению средней абсолютной и популяционной плодовитости.

Таким образом, в 1978–2010 гг. средняя индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) самок гижигинско-камчатской сельди составила 46 тыс. икр., минимальная – 9 тыс. икр., максимальная – 123 тыс. икр. С увеличением длины, массы тела и возраста самок ИАП гижигинско-камчатской сельди возрастала, однако у старшевозрастных рыб приросты ИАП были незначительны.

В исследуемый период средняя ИАП рыб высокоурожайного поколения гижигинско-камчатской сельди была на 1,85 тыс. икр. ниже, чем среднеурожайного и на 3,3 тыс. икр. – низкоурожайного.

Индивидуальная относительная плодовитость (ИОП) у гижигинско-камчатской сельди колебалась от 101 до 411 икринок и в среднем составляла 221. Четко выраженных связей между средними значениями ИОП и увеличением длины и массы тела самок не прослеживается.

В настоящее время популяция гижигинско-камчатской сельди находится в устойчивом состоянии, ее воспроизводительная способность растет вместе с увеличением численности популяции, обусловленной появлением в последние годы урожайных поколений и умеренной промысловой нагрузкой.

ПИТАНИЕ

Впервые состав пищи тихоокеанской сельди был исследован А.И. Амброзом (1929) по материалам из зал. Петра Великого (Японское море). Он установил, что в прибрежных водах этого залива в спектр питания сельди входят копеподы, мизиды и сагитты.

Личинки сельди начинают питаться еще до полного рассасывания желточного мешка мелкими малоподвижными объектами (Покровская, 1955; Карасева, 1982; Максименков, 1982а, б, 1984). Пищей личинкам служит фитопланктон (*Thalassiosira*, *Chaetoceros*) а также науплии ракообразных. Оставаясь в прибрежной зоне, мальки интенсивно питаются, потребляя как донные организмы (харпактициды, изоподы, мизиды, личинки десятиногих раков), так и планктон: *Acartia*, *Pseudocalanus*, *Euritemora*, личинки эвфаузиид (Фридлянд, 1950; Покровская, 1957; Харитоновна, 1967а; Пущаева, 1968).

Длительность эндогенного питания и начало перехода на смешанное питание зависят от температуры и сокращаются при прогреве воды. Так, у личинок охотской сельди, обитающей при 10–12 °С, переход на смешанное питание происходит на 4–5 сутки, а личинки сахалино-хоккайдской сельди при температуре 5–7 °С приступают к смешанному питанию на 5–7 сутки и переходят на внешнее питание на 7–11 сутки (Галкина, 1960).

В период рассасывания желтка ротовой аппарат личинок сельди развивается, и рот из крайне нижнего положения перемещается в конечное, оставаясь при этом подвижным. У личинок в возрасте 20–22 суток хорошо дифференцирован кишечник с обособлением прямой кишки. Формирование ротового аппарата обычно заканчивается при температуре 15 °С на 21 сутки (Галкина, 1960; Тюрнин, 1967).

Ритмика суточной активности у мальков охотской сельди такова, что они начинают питаться около 10 ч, наполнение желудков постепенно увеличивается, достигая максимума в 22 ч. Ночью мальки практически не питаются (Гурьева, 1973).

В формировании численности поколений сельди критическим является личиночный период. Наибольший отход личинок отмечается в первую неделю и вызывается неблагоприятными условиями инкубации. Вторая причина гибели личинок вызывается недостаточными кормовыми ресурсами и хищничеством (Максименков, 1985, 1986, 1988, 2002; Науменко, 1995, 2001, 2002; Purcell, 1990; Wespestad, 1991).

Основными компонентами в питании личинок большинства видов рыб, обитающих в дальневосточных морях, в том числе и сельди, являются веслоногие ракообразные *Pseudocalanus minutus* и *Oithona similis*. Второстепенными пищевыми компонентами – яйца и науплии копепод (Андреева, Шебанова, 2010).

Для минтая, сельди, камбал, скумбрии, сайры северной части Тихого океана рядом исследователей установлено, что состав пищи личинок этих рыб зависит от состава планктона, а проявление избирательности по мере роста личинок определяется размерами, количеством и подвижностью пищевых организмов (Кун, 1954; Покровская, 1955; Миклухина, 1971; Одате, 1977; Максименков, 1984, 1991, 1994; Горбатенко и др., 2004а).

Сеголетки имеют большое сходство пищевого спектра с взрослой сельдью. Состав пищи сеголетков разных стад в различные сезоны и годы существенно меняется (Кун, 1949а, б; Покровская, 1954а, б; Качина, Акимова, 1972; Науменко, 1977). Сеголетки урожайных поколений рассеиваются на большей акватории, по сравнению с неурожайными и, как следствие этого, спектр их питания гораздо шире, а средняя длина обычно выше (Науменко, 1977, 1988, 2000; Шагинян, 1987). У юго-западного побережья Сахалина в пище сеголеток сельди преобладают как бентосные формы, так и планктон (Покровская, 1954а). Основу рациона в Олюторском и Карагинском заливах у сеголеток корфо-карагинской сельди летом составля-

ют копеподы, а в осенне-зимний период – эвфаузииды. Размеры сеголетков в Олюторском заливе на 2–3 см больше, чем в Карагинском, что объясняется разными кормовыми условиями (Науменко, 1988).

В северной части Охотского моря в июне–октябре в рационе сеголетков доминируют *Pseudocalanus minutus*, *P. newmani* и молодь эвфаузиид, а величина их суточного пищевого рациона (СПР) колеблется в пределах 5–9 % от массы тела. В ноябре–декабре основу пищи сеголетков составляют молодь эвфаузиид и более крупные копеподы – *Calanus glacialis*, *Neocalanus plumchrus*, *Metridia okhotensis*, а величина СПР резко уменьшается, составляя 2,5–3 % массы тела (Кузнецова, 2005).

Годовики сельди в Японском море интенсивно питаются с апреля по декабрь, затем наступает спад, продолжающийся до марта включительно. Зимой в зал. Петра Великого индексы наполнения желудков (ИНЖ) колебались в пределах 24–60 ‰, а количество пустых желудков у них составляло 28–60 % (Кун, 1949б).

У неполовозрелой сельди в Баренцовом море наибольшее наполнение желудков наблюдалось в мае–июне, наименьшее – в декабре–январе (Прокопчук, Прохорова, 2010).

Весной годовики гижигинско-камчатского и охотского стад имеют длину 8,5–10,7 см и питаются с высокой интенсивностью. Средний индекс наполнения желудков составляет более 220 ‰. Причем доля особей с полными желудками в ряде случаев была выше у более упитанных особей, а не наоборот. Это обстоятельство указывает на то, что у годовиков запас внутрисполостного жира не является фактором, ограничивающим пищевую активность (Горбатенко и др., 2004б).

Суточная ритмика питания у взрослой сельди в течение года значительно меняется. В течение суток соотношение основных объектов питания варьирует, причем в дневное время доминируют копеподы, а в ночное – эвфаузииды (Чучукало, 2006).

Для летнего сезона в течение суток обычно отмечается два пика потребления пищи: между 12–14 ч и около полуночи (Чучукало и др., 1995, 1999; Кузнецова, 1997; Вакатов, 2008). В осенний период (сентябрь–октябрь) у сельди размером 20–35 см отмечается четыре пика пищевой активности: два днем, в начале ночи и на рассвете (Кузнецова, 2005).

Исследования показали, что на шельфе Татарского пролива и в Охотском море сельдь выборочно питается эвфаузидами и крупными веслоногими. Причем интенсивность питания связана с физиологическими показателями – степенью зрелости гонад и показателями жирности тканей рыбы (Кун, 1949а,б; Богаевский, 1951; Панин, 1951; Фридлянд, 1951; Пискунов, 1954; Покровская, 1954б). По данным этих авторов в Татарском проливе и у юго-западного побережья Сахалина, в Аяно-Шантарском и Гижигинском районах Охотского моря в апреле–мае отмечается максимальная масса гонад и низкое содержание жира в тканях. По их мнению, когда начинается нерест, сельдь практически не питается. В мае отнерестовавшая сельдь начинает интенсивно потреблять эвфаузиид и копепод, но содержание жира в тканях остается невысоким. Так, в районе о-ва Монерон упитанность по Кларк возрастает от 0,77 во второй половине апреля до 1,03 во второй половине мая и 1,20 в июне (Богаевский, 1951). В июне–августе сельдь продолжает интенсивно питаться. Масса гонад медленно увеличивается, происходит резкое увеличение содержания жира в тканях. В сентябре продолжается интенсивный нагул сельди, отмечается незначительное повышение массы гонад и содержание жира в тканях. Для октября–ноября характерно резкое падение интенсивности питания и максимальное жиронакопление. Декабрь–январь – период зимовки, когда сельдь практически не питается, происходит расходование жира на поддержку жизнедеятельности и развитие гонад. Февраль – период преднерестового питания и усилен-

ного развития гонад, начало нерестовых миграций. В марте завершаются преднерестовые миграции сельди к побережью, идет интенсивное преднерестовое питание и созревание половых продуктов (Кун, 1949a, 1951; Фридлянд, 1951).

Подобные закономерности для охотского и гижигинского стад отметили К.М. Горбатенко с соавторами (2004b). По их данным в весенний период интенсивность питания сельди зависит не столько от состояния кормовой базы, сколько от физиологического состояния рыбы. У молоди (13–20 см) и взрослой нагульной сельди с увеличением жирности интенсивность питания падает. У преднерестовых рыб, мигрирующих к местам нереста, несмотря на минимальную упитанность, интенсивность питания невелика. Увеличение накормленности крупной сельди связывается с интенсивным питанием после нереста, а у неполовозрелой сельди, образующей зимовальные скопления, с нагулом после зимовки.

Публикации по питанию собственно гижигинско-камчатской сельди немногочисленны. По данным О.Г. Золотова и др. (1990) личинки сельди длиной 18–21 мм на западнокамчатской шельфе в 1961–1987 гг. питались преимущественно велигерами двустворчатых моллюсков.

Пищевой рацион у гижигинско-камчатской и охотской сельдей очень близок.

В Охотском море в пище сельди отмечено 15 видов копепод. Однако существенную роль в питании крупноразмерной сельди играют *Neocalanus plumchrus*, *N. flemingeri*, *Metridia okhotensis*, *M. pacifica*, *Calanus glacialis*, *C. marshallae*, *Bradyidius pacificus*, среди эвфаузиид наиболее важными в рационе сельди являются *Thysanoessa raschii* и *Th. longipes*. В некоторых случаях заметную роль в питании крупной охотоморской сельди играют крылоногие моллюски (преимущественно *Limacina helicina*) и гиперииды (*Themisto japonica* и *Th. libellula*). В незначительном количестве сельдь потребляет щетинкочелюстных, ойкоплевр, мизид, личинок рыб и крабов, двустворчатых моллюсков, баянусов, кумовых раков (Чучукало и др., 1995, 1999; Кузнецова, 1997, 2005).

В начале осени на западнокамчатском шельфе непродолжительное время (обычно несколько суток) желудки сельди бывают буквально забиты молодью мойвы, а также крылоногими моллюсками. При посоле «свежей» или предварительно замороженной сельди, которая интенсивно питалась копеподами или птероподами, тело сельди быстро просаливается, а содержимое желудков в силу высокой жирности не успевает законсервироваться, что вызывает разрыв полости тела и продукция приобретает нетоварный вид, а в случае питания сельди птероподами, разрыв брюшка рыбы сопровождается сильным запахом сероводорода, что ведет к выбраковке всей партии пресервов (Чучукало, 2006).

Сезонная и межгодовая изменчивость состава пищи и интенсивности питания сельди в северной части Охотского моря наиболее полно показана Н.А. Кузнецовой (2005). По ее данным в годы с низкой численностью эвфаузиид в рационе сельди возрастает доля копепод, а также второстепенных кормовых объектов – щетинкочелюстных, птеропод, гипериид и ойкоплевр.

Следует отметить, что в Охотском море основу биомассы планктона составляют копеподы, эвфаузииды, гиперииды и щетинкочелюстные, которые и являются основными компонентами питания планктоноядных рыб. Первые две группы относятся к «мирному» планктону, а две последние, наряду с желетелым планктоном, к «хищному». Максимальная доля «хищников» (48–56 %) в летний период отмечается в прикурильских водах и океанических водах Камчатки, а минимальная (20–30 %) – в Охотском море. Соотношение этих трофических группировок существенно меняется как в сезонном, так и в межгодовом аспектах. В эпипелагиали доля «хищников» от весны к зиме постепенно увеличивается в 1,5–2,0 раза за счет соматического роста гипериид и щетинкочелюстных и сезонного погружения многих видов копепод в глубинные слои. Установлено (Горбатенко, 1996, 1997; Шебанова, 1996,

1997, 1998а,б, 2003), что максимальные концентрации планктона в ночное время сосредоточены в эпипелагиали (0–200 м), а в дневное – в мезопелагиали (200–500 м). В весенне-летний период основная масса планктона держится в верхнем 200-метровом слое, но часть планктона совершает суточные миграции с амплитудой в несколько сотен метров, создавая значительные концентрации и в мезопелагиали. В осенне-зимний период в глубоководных районах повсеместно наблюдается обеднение эпипелагиали зоопланктоном, основная масса которого концентрируется в Охотском море в слое 500–1000 м. В это время существенно снижается активность суточных миграций планктона. Охотское море характеризуется наличием глубоководной группировки с богатым видовым составом: количество видов на глубинах ниже 200 м в 1,5 раза больше, чем в эпипелагиали, причем часть из них постоянно обитает в нижних слоях. Планктонное сообщество может пребывать в угнетенном состоянии, что выражается в увеличении доли хищного планктона (более 50 %), резком увеличении (в 2–3 раза), а затем снижении (в 3–4 раза) общей биомассы планктона (Волков, 1996; Шунтов и др., 1997). Однако к концу 1990-х гг., в результате саморегуляции сообщества, доля хищников вновь уменьшилась (Шунтов, 2001).

Таким образом, максимальная пищевая активность сельди в Охотском море отмечается в июле, несколько снижается в августе-октябре и резко падает в ноябре-декабре, когда сельдь образует предзимовальные скопления.

Основными компонентами рациона североохотоморской сельди всех размерных групп являются различные виды копепод и эвфаузиид, составляющие от 70 до 93 % по массе. Кроме того, у рыб длиной до 30 см заметно присутствие в рационе крылоногих моллюсков, а у более крупных рыб – гипериид и сагитт.

К концу мая на североохотоморском шельфе до 20 % сельди в уловах составляют отнерестившиеся особи с низкой жирностью и высокой пищевой активностью (Чучукало, 2006). Существует мнение, что в весенний период интенсивность питания сельди зависит не столько от состояния кормовой базы, сколько от физиологических показателей рыб. У подросшей молоди (13–20 см) и нагульной взрослой сельди таким показателем является жирность, при увеличении которой интенсивность питания падает. У преднерестовых особей основным фактором, лимитирующим пищевую активность, считается зрелость гонад – преднерестовые особи, мигрирующие в места нереста, несмотря на минимальную упитанность (жирность), практически не питаются (Пискунов, 1954; Горбатенко и др., 2004б).

Однако еще А.И. Амброз (1931) указывал, что у сельди нет периода голодания в полном смысле этого слова, и прекращение питания имеет место лишь непосредственно перед икрометанием и во время такового, т. е. в течение короткого времени. Действительно, по нашим данным (Метелев, Смирнов, 2003; Смирнов, 2007б), полученным из уловов обкидных неводов, часть сельди продолжала питаться вплоть до начала нереста. Возможно, это связано с неблагоприятными условиями нагула и зимовки в предшествующий период, которые привели к нехватке энергетических ресурсов, необходимых для завершения созревания гонад (Смирнов, 2007а). Причем выбор доминантного вида в питании сельди в этот период (*Thysanoessa raschii*) не совпадал с доминирующим по биомассе видом зоопланктонов в этом районе (*Sagitta elegans*) (табл. 34, 35), что позволяет предположить избирательность питания сельди по отношению к кормовым объектам.

В рационе преднерестовой сельди присутствовали основные группы планктонных организмов: *Copepoda*, *Euphausiacea*, *Hyperiidia*, *Chaetognatha*. В целом преобладали эвфаузииды *Thysanoessa rashii*, составляя в среднем 93,7 %. Копеподы были представлены тремя видами: *Calanus glacialis*, *Metridia okhotensis*, *Neocalanus plumchrus*, а из сагитт был только один вид – *Sagitta elegans*. Гиперииды были представлены крупным видом – *Themisto libellula*, но в питании его доля была незначительна (менее 1 %).

Таблица 34

**Состав пищи (%) преднерестовой гижигинско-камчатской сельди
весной 2002 г. (Смирнов, 2009г)**

Пищевой компонент	Длина рыб, см	
	20–30	более 30
Copepoda	5,6	5,6
<i>Neocalanus plumchrus</i>	0,2	0,6
<i>Calanus glacialis</i>	0,1	0,9
<i>Metridia okhotensis</i>	5,3	4,2
Hyperiidia	0,1	0,3
<i>Themisto libellula</i>	0,1	0,3
Euphausiacea	94,3	94,1
<i>Thysanoessa raschii</i>	93,8	92,5
<i>Thysanoessa longipes</i>	0,5	1,6
ИНЖ ‰ ₀₀₀ (среднее)	7,5	51,3
Длина тела, см	28,5±0,8	31,3±0,6
Масса тела, г	245,5±32	321,4±41,5
Доля пустых желудков, %	58	21
Доля средненаполненных желудков, %	31,5	54
Доля полных желудков, %	10,5	25
Доля свежей пищи, %	25	30

Таблица 35

**Состав зоопланктона в зал. Шелихова
весной 2002 г. (Смирнов, 2009г)**

Таксон	Биомасса, мг/м ³	Доля, %
Chaetognatha		
<i>Sagitta elegans</i>	908,4	63,50
Euphausiacea		
<i>Thysanoessa longipes</i>	9,9	0,69
<i>Thysanoessa raschii</i>	297,0	20,77
Hyperiidia		
<i>Themisto libellula</i>	66,5	4,65
<i>Copepoda</i>		
<i>Calanus glacialis</i>	56,5	3,94
<i>Pseudocalanus minutus</i>	42,4	2,96
<i>Metridia okhotensis</i>	21,8	1,52
<i>Neocalanus plumchrus</i>	19,2	1,34
Cirripedia		
<i>Cirripedia</i> (nauplius)	6,1	0,43
Ctenophora		
<i>Beroe cucumis</i>	2,8	0,20

Интересно отметить, что характер питания крупноразмерных особей в весенний период несколько отличался. Так, у крупноразмерной сельди наблюдается увеличение доли крупных видов как гипериид, так и эвфаузиид, видимо, недоступных для более мелких особей. Средний индекс наполнения желудков крупноразмерной сельди имел более высокое значение – 51,3 ‰ против 7,5 ‰ малоразмерной сельди (см. табл. 34).

Сельдь Тауйской губы, по данным 2010 г., также питалась на протяжении всего нерестового периода, причем фактором, лимитирующим пищевую активность, являлась степень зрелости гонад (Жарникова, Кащенко, 2011).

Обобщая имеющиеся у нас данные по интенсивности питания гижигинско-камчатской сельди из уловов различных типов неводов, работавших в мае–июне 2002–2008 гг. в прибрежной зоне Гижигинской губы зал. Шелихова, можно сказать, что в этот период наполнение желудков сельди было незначительным и по годам наблюдений не превышало 0,01–0,91 балла. Исключение составили 2004 и 2005, когда преднерестовая сельдь питалась более интенсивно, и наполнение желудков составило в среднем 3,09 и 1,74 баллов соответственно. Видимо, предшествующие условия зимовки привели к нехватке энергетических запасов, необходимых для завершения созревания гонад, и сельдь, как уже говорилось выше, была вынуждена продолжать питаться вплоть до начала нереста. Средние баллы наполнения желудка составляли: для преднерестовой сельди – 0,70, нерестовой – 0,17, отнерестовавшей – 0,89 (табл. 36).

Таблица 36

Интенсивность питания гижигинско-камчатской сельди в мае–июне 2002–2008 гг. по данным уловов в прибрежной зоне зал. Шелихова, % (Смирнов, 2009г)

Физиологическое состояние рыб	Наполнение желудков, баллы					Экз.	Среднее
	0	I	II	III	IV		
Преднерестовая	61,9	21,0	6,7	6,1	4,3	1636	0,70
Нерестовая	90,4	6,0	1,2	1,1	1,2	2161	0,17
Отнерестовавшая	60,6	17,5	3,9	8,4	9,6	1349	0,89

Средний балл наполнения желудков сельди, подошедшей на нерест к Арманскому побережью Тауйской губы, составил 1,4, причем особи с наибольшим наполнением желудков были отмечены в мае – средний балл наполнения составил 1,5, в июне – 1,3 (Вакатов, Кащенко, 2005) (табл. 37).

Таблица 37

Интенсивность питания сельди у Арманского побережья Тауйской губы в мае – июне 2005 г., % (по: Вакатов, Кащенко, 2005)

Месяц	Наполнение желудков, в баллах					Экз.
	0	1	2	3	4	
Май	40,8	19,0	10,9	6,5	22,8	184
Июнь	54,3	6,4	12,3	10,0	17,0	359
Итого:	49,7	10,7	11,8	8,8	19,0	543

После нереста сельдь начинала активно питаться. Количество рыб на VI стадии зрелости гонад со степенью наполнения 2-4 превышало 54% (табл. 38).

Таблица 38

Питание сельди Тауйской губы, находящейся на разных физиологических стадиях в мае–июне 2005 г., % (по: Вакатов и др., 2009)

Наполнение желудков, баллы	Стадии зрелости гонад						Экз.
	II	III	IV	V	VI	VI-II	
0	0,4	0,4	10,4	58,4	28,5	1,9	270
1	1,7	1,7	13,8	51,8	31,0	–	58
2	1,6	1,6	12,5	26,5	56,2	1,6	64
3	8,3	–	12,5	25,0	54,2	–	48
4	4,9	–	6,7	16,5	68,0	3,9	103

Следует отметить, что, даже имея развитые гонады, сельдь продолжала питаться. У нерестовых особей на стадии зрелости гонад V была отмечена степень наполнения желудков 3 и 4 балла (выше 16%).

Наполнение желудков самцов было несколько выше, чем у самок, в среднем составив 1,5 и 1,2 балла соответственно (табл. 39, 40).

Таблица 39

Интенсивность питания самцов и самок сельди в Тауйской губе в мае – июне 2005 г., % (по: Вакатов, Кащенко, 2005)

Пол	Наполнение желудков, в баллах					Экз.
	0	1	2	3	4	
Самцы	45,5	10,7	12,4	10,3	21,1	242
Самки	53,2	10,6	11,3	7,6	17,3	301
Оба пола	49,7	10,7	11,8	8,8	19,0	543

Таблица 40

Состав пищи нерестовой сельди Тауйской губы в весенний период (по: Вакатов и др., 2009)

Компонент пищи	Доля по массе, %
Euphausiidae – <i>Thysanoessa raschii</i>	96, 6
Hyperiididae – <i>Themisto libellula</i>	0,3
<i>Neocalanus plumchrus</i>	0,5
<i>Calanus glacialis</i>	0,3
<i>Metridia okhotensis</i>	2,2
Decapoda (larvae)	0,08
ИНЖ % ₀₀₀ (средний)	50,6

Было отмечено, что 56,7% желудков были пустые либо с незначительным наполнением до 20 ‰, 26,6 % имели наполнение более 150 ‰, остальные – от 20 до 150 ‰. Средний индекс наполнения желудков был невысокий – 50,6 ‰. Следует отметить, что, в среднем, самый высокий индекс наполнения желудков наблюдался в пробах, отобранных из утренних уловов. Таким образом, основу питания нерестовой сельди в Тауйской губе составляли три группы организмов: Euphausiidae, Copepoda, Hyperiididae, а также в следовых количествах встречались представители Mysidae и личинки Decapoda. Основную долю – до 97,1 % от массы пищевого комка, у исследованных рыб в среднем составлял вид *Th. raschii* (Euphausiidae). Из копепод доминировали три вида: *M. okhotensis*, *C. glacialis*, *N. plumchrus* (Вакатов, 2008).

Согласно нашим данным, в питании нагульной гижигинско-камчатской сельди в осенний период преобладал представитель копепод – *Metridia okhotensis*, его доля составляла 64,6 % (табл. 41).

Таблица 41

**Питание нагульной гижигинско-камчатской сельди, по данным 2002 г.
(Смирнов, 2009г)**

Виды организмов	Доля, %
Copepoda	85,6
<i>Neocalanus plumchrus</i>	20,2
<i>Neocalanus cristatus</i>	0,8
<i>Metridia okhotensis</i>	64,6
Hyperiididae	5,0
<i>Themisto pacifica</i>	5,0
Euphausiacea	9,2
<i>Thysanoessa raschii</i>	9,0
<i>Thysanoessa longipes</i>	0,2
ИНЖ ‰ (среднее)	60,4
Длина тела, см	26,8±0,7
Масса тела, г	201,9±43
Доля пустых желудков, %	39
Доля желудков со средним наполнением, %	14
Доля полных желудков, %	24
Доля свежей пищи, %	80

В октябре–ноябре 2003 г. в северной части Притауйского района, где, как известно, в смешанных скоплениях нагульной сельди значительную часть крупноразмерных рыб составляют особи гижигинско-камчатской популяции, в рационе их питания преобладали эвфаузииды (60–68 %). На втором месте по значимости были копеподы (15–23 %), причем доля *Neocalanus plumchrus* составляла в среднем 9,5 %. Гиперииды имели существенное значение в питании только у крупной сельди, где их доля достигала 22,4 % (Жарникова, 2004).

В период формирования зимовальных скоплений интенсивность питания сельди значительно снижается (Харитоновна, 1967г). Следовательно, сельдь, образующая зимовальные скопления, должна накопить необходимое количество энергетических веществ для зимовки, прекратить или резко снизить потребление пищи и ее биологические показатели должны отличаться от тех особей, которые продолжают питаться.

По материалам, собранным в декабре 2012 г. в Северо-Охотоморской подзоне в районе восточнее банки Кашеварова (55°39' с. ш. 148°40' в. д.), мы сравнили биологические показатели сельди, которая уже не питалась и тех особей, которые продолжали питаться (Бурлак, Смирнов, 2013). Результат анализа показал, что длина тела (по Смитту) и масса тела у непитающейся сельди почти не отличались от таковых у сельди, которая питалась, но размах колебаний этих показателей был значительно шире (табл. 42, 43).

В собранных нами материалах питавшиеся особи имели возраст от 6+ до 10+ лет. Рыб этих возрастных групп (питавшихся и не питавшихся) мы сравнили по длине и массе тела. У тех рыб, которые питались, в возрастных группах от 6+ до – 8+ и 10+ лет, вышеуказанные показатели были ниже, чем у сельди, которая не питалась (табл. 44). Исключением стали особи возраста 9+ лет. Однако мы считаем, что данное исключение стало следствием малого объема выборки особей этого возраста.

По нашим данным, особи, переставшие питаться, имели более зрелые гонады (III–IV – 48,3 %), тогда как питавшиеся рыбы, с аналогичной стадией зрелости, составили только 26,9 % (табл. 45).

Масса гонад не питавшихся особей была равна в среднем 33,1 г, тогда как у особей, продолжавших питаться, средняя масса гонад была ниже и составляла 31,9 г. Гонадо-соматический индекс (ГСИ) у особей, прекративших питаться, был выше и составил 14,5 %. ГСИ продолжавших питаться особей был на уровне 12,6 %.

В рационе тех особей, которые продолжали питаться, в декабре 2012 г. преобладали копеподы (84–94 %). Ведущая роль принадлежала трем видам: *Metridia okhotensis*, *Metridia pacifica* и *Calanus glacialis*. На втором месте по значимости в питании были гиперииды (1,3–6,8 %). Среди них наиболее часто встречалась *Themisto japonica* (54%), особенно часто она отмечалась у особей сельди длиной 25–30 см, но в общем рационе сельди составляла не более 5%. Из других групп планктона встречались декаподы (личинки), сагитты, мизиды, а также полихеты, которые в общей сложности составляли 3,5% от массы пищи. Все эти организмы можно отнести к разряду случайной пищи сельди и существенной роли в питании они не имели.

При сравнении характера питания сельди в декабре 2012 г. и в аналогичный период 2002 г. (Смирнов, 2009₂), видно, что соотношение видов планктона в питании сельди несколько отличалось: в 2002 г. в питании преобладал один представитель копепод – *Metridia okhotensis*, его доля составляла 64,6 %. В рационе сельди в декабре 2012 г. доля данного представителя составила 47,1 %. Доля *Neocalanus plumchrus* в рационе сельди в декабре 2012 г. составила 3,6 %, тогда как в 2002 г. его доля была на уровне 20,2 %. Доля *Neocalanus cristatus* в рационе сельди в декабре 2012 г. была 0,2 % и 0,8 % в 2002 г. Доля *Thysanoessa raschii* в рационе сельди в 2012 г. составила 0,08 %, в 2002 г. – 9,0 %.

Таким образом, в декабре 2012 г. в Северо-Охотоморской подзоне в районе восточнее банки Кашеварова, сельдь, которая прекратила питаться, имела более высокие ГСИ и массу гонад. Показатели длины и массы тела по возрастным группам 6+ – 8+ лет у непитающихся особей были выше. У рыб, которые продолжали питаться, в рационе преобладали копеподы (Бурлак, Смирнов, 2013).

По данным Н.А. Кузнецовой (2005), в многолетнем аспекте у сельдей северной части Охотского моря, имевших длину 20–35 см, в нагульный период в рационе доминировал *Neocalanus plumchrus*, в отдельные месяцы его доля доходила до 86,0 %.

У взятых нами в мае-июне на анализ рыб наполнение желудков было низким. Средний показатель накормленности по годам колебался от 0,04 (2000 г.) до 2,95 балла (1991 г.), при среднем значении 1,39 балла. Питание гижигинско-камчатской сельди в период стабилизации и роста запасов незначительно снизилось, по сравнению с периодом восстановления численности, за 2007–2010 гг. данные по питанию отсутствуют (см. табл. 11 Приложения на с. 170).

Таблица 42

Соотношение питавшихся и не питавшихся рыб по длине тела (по Смитту), %

Физиологическое состояние	Длина, см														Среднее	
	23,5	24,5	25,5	26,5	27,5	28,5	29,5	30,5	31,5	32,5	33,5	34,5	35,5	36,5		
Питавшиеся	-	-	-	3,8	30,8	23,1	23,1	15,4	3,8	-	-	-	-	-	-	29,32
Непитавшиеся	0,2	0,3	0,2	1,5	14,1	17,9	17,6	14,1	9,0	1,5	0,9	-	-	-	-	29,34

Таблица 43

Соотношение питавшихся и не питавшихся рыб по массе тела, %

Физиологическое состояние	Масса тела, г														Среднее			
	120	140	160	180	200	220	240	260	280	300	320	340	360	380		400	420	440
Питавшиеся	-	-	-	-	7,7	26,9	15,4	19,2	7,7	11,5	11,5	-	-	-	-	-	-	265,11
Непитавшиеся	0,2	0,3	0,2	0,5	4,1	14,7	13,4	13,1	11,8	9,3	8,2	5,2	1,4	0,3	0,2	0,2	0,2	265,13

Таблица 44

Средние показатели длины и массы тела в соответствии с возрастом питавшихся и не питающихся рыб

Физиологическое состояние	Показатель	Возраст, лет				
		6+	7+	8+	9+	10+
Питавшиеся	Длина тела, см	27,7	28,2	29,4	31,1	31,0
	Масса тела, г	231,4	245,0	270,4	315,0	327,5
Не питающиеся	Длина тела, см	28,1	29,2	29,7	30,5	31,3
	Масса тела, г	233,8	258,3	271,6	293,6	340,0

Таблица 45

Распределение по III и III-IV стадиям зрелости гонад питавшихся и не питающихся рыб, %

Физиологическое состояние	Стадии зрелости гонад, %	
	III	III-IV
Питавшиеся	73,1	26,9
Непитающиеся	51,7	48,3

У сельди присутствует некоторая пищевая конкуренция с другими видами рыб. Наибольшее пищевое сходство и, соответственно, наиболее высокие значения напряженности пищевых отношений в северной части Охотского моря наблюдаются между сельдью и минтаем, а также между сельдью и мойвой. За счет самых массовых видов зоопланктона (копепод, эвфаузиид и гипериид) сходство спектров питания сельди и мойвы достигает 40–60 % (Кузнецова, 2005).

В экосистемах шельфа и материкового склона сельдь играет одну из основных ролей и служит объектом питания большого числа видов рыб. Так, молодь сельди в летний период в прибрежных водах Охотского и Берингова морей может составлять до 90 % массы пищи горбуши.

Существенное значение имеет сельдь в питании крупного минтая, кижуча, мальмы, чавычи, трески, ликонов, сельдевой и полярной акул, палтусов, скатов, угольной рыбы, некоторых видов керчаков и терпугов, северной палтусовидной камбалы и других видов.

В период нереста сельди и развития ее икры на нерестилищах скапливается значительное количество донных и придонных видов рыб, питающихся икрой сельди. Основными потребителями икры сельди являются звездчатая камбала, навага, а также морские птицы – тихоокеанская чайка *Larus schistisagus* и морская чернеть *Aythya mariloides*. За сутки одна особь звездчатой камбалы выедает до 7,5 тыс. икринок, наваги – до 3,9 тыс. икринок. Суточный рацион одной чайки составляет 47,5 тыс. икринок (Зеленская, 2008). Как пишет А.А. Бонк (2004б), икру сельди потребляют и морские беспозвоночные – изоподы р. *Idotea*, раки-отшельники р. *Pagurus* и мелкие брюхоногие моллюски *Littorina sitchana* (Чучукало, 2006). В Тауйской губе больше всего икры сельди потребляют навага и камбалы, затем – различные виды бычков, лисичек, бельдюговых, стихеевых, корюшковых рыб. Неоднократно икра отмечалась в желудках нерестовой сельди из Тауйской губы, обычно еще не отнерестившейся, однако в данном случае, по мнению авторов, речь идет не об активном питании, а о механическом заглатывании в условиях скученности производителей в орудиях лова, т. е. в ловушках ставных неводов (Панфилов, Черешнев, 2006). По наблюдениям, проведенным на нерестилищах охотской сельди, в желудках отдельных видов рыб обнаружено от нескольких сотен до 10 тыс. икринок (Галкина, 1960).

ПАРАЗИТОФАУНА

Одним из важнейших факторов, влияющих на биологическое состояние популяций рыб, является их зараженность паразитами.

У тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* в пределах ареала в настоящее время зарегистрировано 27 видов паразитов (Асеева и др., 2013). Некоторые из них, например, личинки нематод семейства Anisakidae, опасны как для своего хозяина, так и для человека (Беспрозванных, Ермоленко, 2005).

Количество паразитов варьирует в зависимости от района обитания и сезона года. Так, по мнению Т.Ф. Качиной (1986), малое количество паразитов сельди в зимний период может быть следствием невысокой интенсивности ее питания в этот сезон. С увеличением размеров рыб показатели экстенсивности и интенсивности инвазии возрастают (Пушников, Пушников, 1981).

В целях предварительного ознакомления с состоянием зараженности паразитами сельди, обитающей в северной части Охотского моря, нами исследованы различия этих показателей у ее различных популяций: охотской, гижигинско-камчатской и тауйской. Проанализированы данные, собранные на нерестилищах и из нагульных, предположительно смешанных, скоплений сельди в северной части Охотского моря (Асеева, Смирнов, 2010, 2013; Асеева и др., 2012).

У тихоокеанской сельди, собранной на нерестилищах, обнаружено 13 видов паразитов (табл. 46), среди которых доминировали трематоды и скребни (3 вида). В количественном отношении больше всего встречались нематоды *Anisakis simplex* и трематоды *Brachyphallus crenatus*.

Таблица 46

Зараженность паразитами нерестовой тихоокеанской сельди

Таксон	Экстенсивность инвазии	Интенсивность инвазии	Индекс обилия
Coccidia <i>Eimeria clupearum</i>	7,2 %	–	–
Myxozoa <i>Ortholinea orientalis</i> <i>Ceratomyxa orientalis</i>	59 % 5,6 %	– –	– –
Trematoda <i>Brachyphallus crenatus</i> <i>Hemiurus levinseni</i> <i>Lecithaster gibbosus</i>	62 % 1,4 % 1,4 %	1–66 1 1	5,74 0,01 0,001
Cestoda <i>Eubothrium sp.</i> <i>Tetraphyllidea</i>	4,6 4,6 %	1–2 1–2	0,06 0,06
Acanthocephala <i>Echinorhynchus gadi</i> <i>Bolbosoma caenoforme</i> <i>Corynosoma strumosum</i>	7,5 % 1,4 % 1,4 %	1-2 1 1	0,07 0,03 0,03
Nematoda <i>Anisakis simplex</i> <i>Contracaecum osculatum</i>	71 % 5,8 %	1–53 1–12	3,56 0,17

У тихоокеанской сельди из смешанных скоплений в северной части Охотского моря обнаружено 16 видов паразитов (табл. 47), среди которых преобладали трематоды (4 вида) и скребни (4 вида). Многочисленны были также нематоды (2 вида) и миксоспоридии (3 вида).

Зараженность паразитами тихоокеанской сельди в нагульных скоплениях

Таксон	Экстенсивность инвазии	Интенсивность инвазии	Индекс обилия
Myxozoa			
<i>Ortholinea orientalis</i>	50 %	–	–
<i>Ortholinea clupeiadae</i>	9,5 %	–	–
<i>Ceratomyxa orientalis</i>	15 %	–	–
Trematoda			
<i>Brachyphallus crenatus</i>	48 %	1–31	2,04 0,001
<i>Hemiurus levinseni</i>	0,4 %	1	0,001
<i>Lecithaster gibbosus</i>	0,4 %	1	0,001
<i>Podocotyle atomon</i>	0,4 %	1	0,001
<i>Bacciger petrowi</i>	0,4 %	1	0,001
Cestoda			
<i>Eubothrium crassum</i>	4,2 %	1–2	0,03
<i>Tetraphyllidea</i>	4,2 %	1	0,03
Acanthocephala			
<i>Echinorhynchus gadi</i>	0,4 %	1	0,001
<i>E. cotti</i>	7,5 %	1–2	0,03
<i>E. lottelae</i>	0,4 %	1	0,001
<i>Bolbosoma caenoforme</i>	0,4 %	1	0,001
Nematoda			
<i>Anisakis simplex</i>	46 %	1–12	1,14
<i>Contracaecum osculatum</i>	0,4 %	1	0,001

Видовое разнообразие паразитов у нагульной сельди из смешанных скоплений, по сравнению с сельдью, собранной на нерестилищах, увеличилось на 4 вида: трематоды *Podocotyle atomon*, *Bacciger petrowi*, скребни *Echinorhynchus cotti*, *E. lottelae* и миксоспоридии *Ortholinea clupeiadae*, но при этом не было обнаружено скребней *Corynosoma strumosum* и простейших *Eimeria clupearum*, которые были зарегистрированы у нерестовой сельди.

При анализе были использованы общепринятые в паразитологии, традиционные показатели зараженности хозяев паразитами: экстенсивность инвазии, интенсивность инвазии и индекс обилия. Экстенсивность инвазии (частота встречаемости паразита) – отношение числа зараженных особей хозяина к числу всех обследованных хозяев, выражается в процентах. Интенсивность инвазии – число особей определенного вида паразитов, одновременно обитающих в организме хозяина. Обычно приводят колебания интенсивности. Индекс обилия паразита (относительная плотность) – количество паразитов, приходящееся на одну исследованную особь хозяина. Этот показатель рассматривается как отношение общего числа паразитов определенного вида к количеству исследованных особей хозяина в пробе.

Общая зараженность (экстенсивность инвазии) нематодами у исследованных нами особей сельди составила 76,6 %, при интенсивности инвазии 1–21 экз., а индекс обилия равнялся 1,5 экз. При этом зараженность в разных районах сильно различалась. Сравнительный анализ зараженности сельди личинками *Anisakis simplex* по районам исследования выявил места с наиболее высокими и самыми низкими показателями зараженности этим паразитом.

Высокая степень инвазии отмечена у нерестовой сельди в районе пос. Охотск. Там зараженность рыб составила 86 %, при интенсивности инвазии 1–39 экз., а индекс обилия равнялся 2,7 экз. Более низкие показатели зараженности имела сельдь из района зал. Шелихова (пос. Эвенск). Там экстенсивность зараженности рыб составила 55,8 %, при интенсивности инвазии 1–9 экз., а индекс обилия равнялся 0,8 экз.

Поскольку присутствие личинок паразитов у рыб определяется трофическими связями, мы рассмотрели питание сельди. В Охотском море основу ее рациона, независимо от возраста, составляют эвфаузииды и копеподы (Кузнецова, 1997; Горбатенко и др., 2004б).

При этом некоторые виды эвфаузиид являются промежуточными хозяевами нематод. Дефинитивными хозяевами *A. simplex* являются сивучи, полосатые киты, кашалоты, дельфины. Эти морские млекопитающие имеют высокую численность в западной части Охотского моря (Владимиров и др., 2006; Бурканов и др., 2008) и, вероятно, способствуют сохранению полной пищевой цепи, необходимой для реализации жизненного цикла нематод, тем самым вызывая высокую степень инвазии личинками *A. simplex* охотской сельди.

Зараженность нерестовой сельди нематодами убывала в такой последовательности: охотская сельдь (76 %), гижигинско-камчатская (66 %), тауйская (40 %). У нагульной сельди из смешанных скоплений, по сравнению с нерестовой, наблюдалось общее уменьшение таких показателей, как экстенсивность и интенсивность инвазии у наиболее часто встречающихся паразитов: нематод *Anisakis simplex* и трематод *Brachyphallus crenatus*. Возможно, это следствие неравномерного и слабого питания сельди в зимний период.

Особенностью сельди с нерестилища Тауйской губы была ее зараженность микроспоридиями *Ceratomyxa orientalis*. У сельди из смешанных нагульных скоплений этот вид также обнаружен. Большинство исследователей данной группы простейших (Донец, Шульман, 1973; Юнчис, 1975) считают, что заражение рыбы микроспоридиями происходит пассивно, при случайном заглатывании спор, рассеянных во внешней среде. Наши данные указывают, что между тремя популяциями сельди обмена микроспоридиями не происходит, иначе рыба на всех нерестилищах была бы ими заражена.

Следует отметить, что с возрастом сельди ее зараженность паразитами увеличивалась, что связано как с расширением спектра питания, так и с накоплением некоторых паразитов в теле рыб как резервуарного хозяина этих паразитов (Асеева и др., 2013).

Скребни родов *Echinorhynchus* и *Bolbosoma* были отмечены у нагульной сельди, а на нерестилищах – только у сельди охотской группировки (у пос. Охотск).

Таким образом, интенсивность и экстенсивность заражения охотоморских сельдей различными паразитами в значительной степени определяется численностью популяций промежуточных и окончательных хозяев этих видов паразитов в том или ином районе обитания сельди. Данные паразитологических исследований показывают, что сельди разных популяций отличаются по составу паразитов, а нагульные скопления в осенний период имеют смешанный характер, т. е. образованы особями различных группировок.

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ И БИОМАССЫ ПОПУЛЯЦИИ

Большинством ученых-ихтиологов признано, что решающее значение в процессах формирования численности поколений принадлежит факторам, определяющим условия их существования в раннем онтогенезе (Галкина, 1963; Бердичевский и др., 1985; Душкина 1988). Разночтения существуют лишь в отношении отдельных вопросов: о наличии (отсутствии) единых для всех рыб критических периодов развития, в течение которых проявляется массовая смертность, обуславливающая в итоге величину пополнения; наличии (отсутствии) какого-либо одного решающего фактора, определяющего степень элиминации икры (личинки, мальков) в популяции; соотношении в воспроизводстве внутривидовых и внешних причин; значимости для формирования численности поколений эмбриогенеза, предличиночной стадии, этапа перехода личинок на питание внешним кормом и т. п. (Науменко, 2001).

Т.В. Дехник с соавторами (1985) говорят о необоснованности выделения единственного лимитирующего фактора или периода, однако отмечают, что в конкретных экологических условиях доминировать может одна из причин. В отдельных районах юго-западной части Берингова моря на процесс формирования численности поколений сельди влияет звездчатая камбала, которая поедает отложенную икру сельди (Карпенко, Бонк, 2010).

Численность тихоокеанской сельди, обитающей в морях Дальнего Востока, подвержена значительным колебаниям, одной из причин этого является различное выживание ее эмбрионов (Науменко, 2001). Так, в 3–5-слойных кладках гижигинско-камчатской сельди икринки четвертого и пятого слоев отставали в развитии от лежащих выше, на 5–6 дней, а третьего слоя – на 2–3 дня. При большем количестве слоев икры в кладке эмбриональное развитие глубинных слоев останавливалось на ранних стадиях (Галкина, 1959а).

Н.И. Науменко (2001) пишет, что динамика запасов гижигинско-камчатской сельди во многом напоминает корфо-карагинскую – это относится и к абсолютной величине биомассы, и к амплитуде ее колебаний, и к продолжительности периодов развития. Кроме того, по мнению этого же автора, на протяжении более 20 лет годы рождения многочисленного потомства совпадали у вышеуказанных популяций (чаще 1-й и 6-й годы 10-летия).

Для сельди зал. Петра Великого показано, что быстрый рост численности популяции возможен только при появлении высокоурожайных поколений, которые могут появляться при наличии благоприятных внешних условий. Вероятность совпадения всех необходимых внешних и внутренних условий невелика и высокоурожайные поколения возникают раз в несколько десятилетий (Вдовин, Черноиванова, 2006).

Период депрессии, вызванный наложением неблагоприятных для воспроизводства гижигинско-камчатской сельди условий и чрезмерного антропогенного воздействия (перелова), начался в 1974 г., когда численность производителей достигла исторического минимума (Науменко, 2001), и продолжался до 1987 г.

В 1988 г., впервые после многолетнего перерыва, увенчался успехом поиск нагульных предзимовальных скоплений гижигинско-камчатской сельди (Вышегородцев, 1994б). Это позволило говорить о начале периода восстановления запасов и рекомендовать к вылову объем, равный 12 % запаса, а не 2–3 %, как это было до 1988 г.

К середине 1990-х гг. биомасса этой сельди достигла 300–350 тыс. т (Гаврилов, Болдырев, 2000), что позволило говорить о стабилизации и росте запасов и с 1998 г. рекомендовать к ежегодному вылову 20,7 % от биомассы промыслового запаса (Малкин, 1995).

В 1-м периоде (1978–1987) численность гижигинско-камчатской сельди изменялась от 268 (1987) до 852 млн. экз. (1983), а биомасса – от 90 (1986) до 230 тыс. т (1983), составляя в среднем 530 млн. экз. или 130 тыс. т.

На протяжении 2-го периода (1988–1997) запас гижигинско-камчатской сельди восстанавливался, и численность родителей колебалась от 562 (1995) до 1162 млн. экз. (1991), а их биомасса – от 140 (1995) до 290 тыс. т (1990), составляя в среднем 880 млн. экз. или 229 тыс. т.

В 3-м периоде (1998–2010) численность и биомасса популяции гижигинско-камчатской сельди возросли еще больше: численность производителей колебалась от 721 (2004) до 1431 млн. экз. (1999), а их биомасса – от 184 (2004) до 313 тыс. т (2001), составив в среднем 1062 млн. экз. и 235 тыс. т (рис. 14).

Как видно на данном рисунке, в последние годы численность (с 1999) и биомасса (с 2001) популяции гижигинско-камчатской сельди снижались, что было вызвано отсутствием урожайных поколений в пополнении. Однако с 2004 г. эти показатели начали расти, а появление с 2007 г. в нерестовом запасе значительного количества рыб в возрасте 3-4 года говорит о появлении урожайных поколений, которые способствовали росту запасов. Биомасса популяции росла с 2007 по 2010 г., а численность – в 2007–2009 гг. Рост биомассы в 2010 г. на фоне снижения численности показывает, что особи урожайных поколений в этом году уже достигли значительной массы тела, а вновь вступающие в нерестовый запас поколения, видимо, являются малочисленными.

Сельдевые в значительной степени подвержены флуктуациям численности поколений, что, в свою очередь, обуславливает появление урожайных (высокочисленных) и неурожайных (малочисленных) генераций, и сказывается на общей численности и биомассе их популяций. У атлантическо-скандинавской сельди, например, урожайные поколения по численности превышают неурожайные в 25–30 раз (Марти, 1980). Численность одновозрастных половозрелых особей охотской сельди различной урожайности (в частности, в возрасте 5 лет) изменялась от 0,1 до 5,4 млрд. экз., а биомасса – от 0,1 до 8,7 млрд. экз. (Тюрнин, 1975).

К сожалению, в настоящее время мощность урожайных поколений гижигинско-камчатской сельди после депрессии остается пока на порядок ниже, чем до нее. В анализируемый нами период (1974–2010) высокоурожайными были 4 поколения, среднеурожайными – 14, неурожайными – 14 (табл. 48).

Количество родившихся поколений различной урожайности у гижигинско-камчатской сельди варьировало в зависимости от периода численности. Так, в период депрессии, который фактически начался с 1974 г., (биологические материалы у нас имеются только с 1978 г.) и продолжался до 1987 г., высокоурожайных поколений не появилось, среднеурожайными были 4 поколения, неурожайными – 10. На этапе восстановления (1988–1997) родилось 2 высокоурожайных поколения, среднеурожайных – 6, неурожайных – 2. В период стабилизации и роста (1998–2010) высокоурожайных поколений отмечено 2, среднеурожайных – 4, неурожайных – 2 (Смирнов, 2013ж).

Урожайность поколений Гижигинско-камчатской сельды

Урожайность поколений	Годы рождений
Высокая	1993, 1994, 2004, 2005
Средняя	1975, 1978, 1983, 1986, 1988, 1990, 1991, 1992, 1995, 1997, 2000, 2001, 2002, 2003
Низкая	1974, 1976, 1977, 1979, 1980, 1981, 1982, 1984, 1985, 1987, 1989, 1996, 1998, 1999

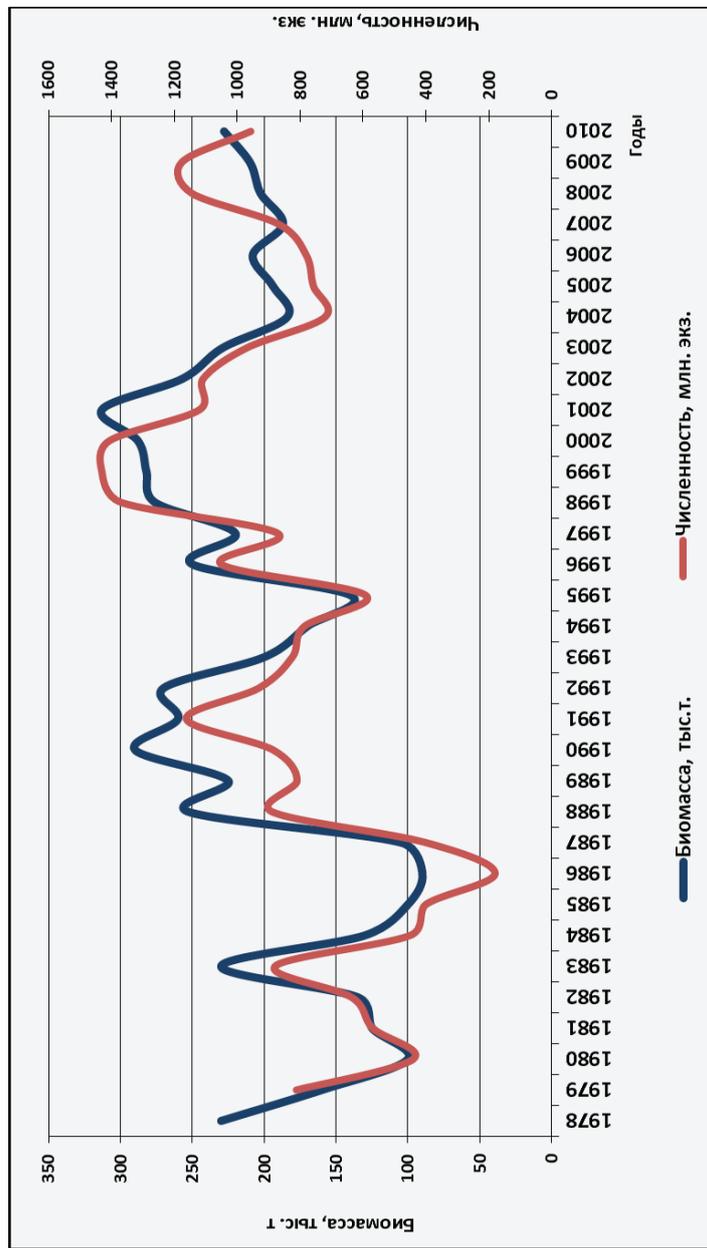


Рис. 14. Многолетняя динамика биомассы и численности нерестовой части популяции Гижигинско-камчатской сельды

ПРОМЫСЕЛ ГИЖИГИНСКО-КАМЧАТСКОЙ СЕЛЬДИ И РЕКОМЕНДАЦИИ ПО РАЦИОНАЛЬНОЙ ЭКСПЛУАТАЦИИ ЕЕ ЗАПАСОВ

Как уже упоминалось ранее, размножение гижигинско-камчатской сельди происходит в северо-восточной части Охотского моря и у северо-западного побережья Камчатки (Правоторова, 1965а; Науменко, 2001 и др.). Промышленное освоение нерестовой сельди этой популяции в зал. Шелихова началось в первой половине 1920-х гг., в период становления в Охотско-Камчатском крае советской власти (Кагановский, Полутов, 1950; Правоторова, 1965а; Бацаев, 2006). Хотя нагульную сельдь этой популяции у западного побережья Камчатки, по-видимому, начали промысливать еще во втором десятилетии XX в. (Тихенко, 1915).

Основным местом промысла нерестовой гижигинско-камчатской сельди следует считать западное побережье зал. Шелихова и Гижигинскую губу, где ее промысел велся непрерывно. На остальных промысловых участках сельдь ловили периодически, и почти никаких данных о величинах ее вылова на них не сохранилось. Так, о промысле сельди в Пенжинской губе в 1940-х гг. известно по работе А.Г. Кагановского и И.А. Полутова (1950), в которой авторы не привели никаких данных о величине ее вылова. Со слов этих авторов известно только, что сельдь заходила туда на нерест большими косяками, и ее нерест мог продолжаться с мая до конца июня. Со слов старожилов с. Каменское, расположенного в устье р. Пенжина, уловы сельди в Пенжинской губе резко уменьшились в первой половине 1960-х гг. С тех пор небольшое ее количество, по несколько центнеров ежегодно, вылавливалось местными рыбаками-любителями недалеко от устья р. Парень. Однако крупных скоплений сельди, подобных тем, что она образовывала в этом районе в 1940-х гг., здесь не наблюдается.

Известно, что нерестовая сельдь часто попадает в уловы ставных лососевых неводов, выставляемых недалеко от устья р. Хайрюзова на западном побережье Камчатки (Правоторова, 1965а; Трофимов и др., 2001). Однако уловы ее здесь, по-видимому, никогда не были велики и рыбопромышленники не проявляли большого интереса к ее промыслу.

До 1954 г. рыб, подходивших для нереста к берегам в зал. Шелихова, облавливали ставными и закидными неводами. Успех этого промысла зависел от количества орудий лова, гидрологической обстановки и мощности подхода рыбы к тому или иному участку побережья. В соответствии с имеющейся статистикой, вылов сельди в зал. Шелихова в период 1937–1954 гг. изменялся в пределах 4,4–13,8 тыс. т при среднем значении 8,1 тыс. т (рис. 15).

В 1955 г. для промысла нерестовой гижигинско-камчатской сельди стали применять кошельковые невода с борта рыболовных сейнеров. В связи с этим на долю активного лова (кошельковыми неводами) в указанном году в Охотском море пришлось 12 % от ее общего изъятия (Бацаев, 2006), а ее вылов увеличился почти в 1,5 раза по сравнению с таковым в 1954 г. При этом ее общий вылов возрос более чем в 6 раз.

Помимо применения активных орудий лова, 1955 г. стал отправной датой для начала резкого увеличения количества орудий лова, используемых на промысле сельди в зал. Шелихова и в восточной части Охотского моря в целом. К одной из причин, обусловивших это явление, Е.П. Правоторова (1965а) отнесла снижение промыслового запаса сельди охотской популяции и переход части флота на добычу гижигинско-камчатской сельди, нагуливавшейся летом у берегов западной Камчатки.

Однако, скорее всего, главной причиной этого было более масштабное явление, свидетельствовавшее о значительных изменениях в экономике Дальнего Востока СССР и Охотско-Камчатского края в частности. В 1954 г., почти одновременно с созданием Магаданской области, в Магадане был организован Государственный рыбопромышленный трест, объединивший под своим началом не только разрозненные рыбопромышленные хозяйства, но и судоверфи и строительно-монтажные управления (Бацаев, 2006). Это позволило планировать развитие основной рыбопромышленной отрасли края и улучшать материально-

техническое снабжение рыбокомбинатов. В 1955 г. в Магаданском тресте появились морской транспортный флот и рефрижераторное судно. Интенсивно переоснащалось материально-техническое вооружение рыбокомбинатов. Главными задачами этих нововведений были увеличение объемов добычи рыбы и улучшение возможностей для ее обработки и хранения.

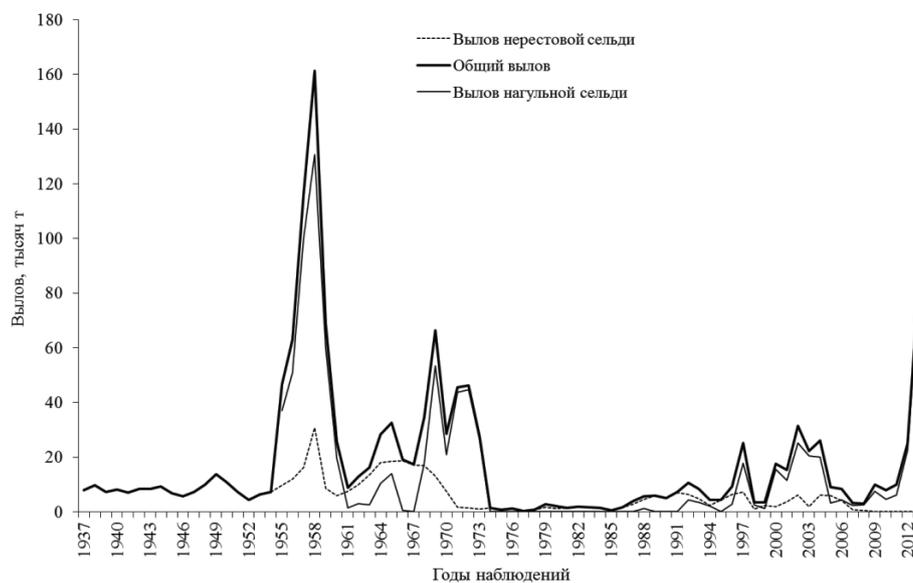


Рис. 15. Вылов гижигинско-камчатской сельди в 1937–2013 гг.

Вплоть до 1958 г. уловы гижигинско-камчатской сельди интенсивно росли, увеличиваясь ежегодно в среднем в 1,5 раза по сравнению с предыдущим годом. Причем основная масса сельди теперь добывалась в море, преимущественно у юго-западного побережья Камчатки в летне-осенний период. Лов нагульной сельди велся в эти годы ставными неводами и дрейфтерными сетями. В 1958 г. было добыто рекордное количество сельди, как в нерестовой – 30,8 тыс. т, так и в нагульный периоды – 130,6 тыс. т. Суммарный вылов составил 161,4 тыс. т.

Однако уже в следующем году вылов нерестовой сельди сократился до уровня 1955 г., а нагульной – понизился до 60 тыс. т. В течение 2 последующих лет, несмотря на продолжающееся увеличение количества судов, задействованных на промысле сельди в море, вылов нагульной сельди продолжал падать, а нерестовой – уже через год вновь начал расти. Вероятно, этот рост можно объяснить увеличением количества судов на промысле сельди в нерестовой период в зал. Шелихова. Рост этот продолжался до 1965 г., затем до 1969 г. уловы нерестовой сельди были стабильно высоки – 12,9–18,6 тыс. т при среднем значении 16,8 тыс. т, после чего началось сокращение добычи нерестовой сельди. В 1971 г. ее вылов приблизился к своему историческому минимуму, а в 1973 г. достиг его. В этом году в зал. Шелихова было поймано всего 1,1 тыс. т сельди. Величины уловов нагульной сельди в 1959–1973 гг. изменялись в пределах 1,5–60,5 тыс. т при среднем значении 25,4 тыс. т. Тем не менее, уловы ее в этот период оставались выше, чем вылов нерестовой сельди в 1930–1940 гг. В целом же в 1955–1973 гг. добывалось больше нагульной сельди, чем нерестовой. Среднее изъятие нагульной сельди в 8 раз превышало средний вылов нерестовой, а в 1972 г. – в 29 раз. Основной промысел в то время был сосредоточен у берегов юго-западной Камчатки. При этом, по мнению Е.П. Правоторовой (1965а), величина вылова нагульной сельди в эти годы могла быть занижена из-за недоучета части рыб, нагуливаемых при промысле охотской сельди. Хотя, судя по величине уловов сельди на нерестилищах, не менее уместно было также предположить, что они могли быть завышены из-за вылова рыб охотской или сахалино-хоккейской популяций, нагуливавшихся вместе с гижигинско-камчатской в западной части Охотского моря.

В результате чрезмерного вылова и появления подряд нескольких неурожайных (малочисленных) поколений, к началу 1970-х гг. запасы гижигинско-камчатской сельди снизились, уменьшилась площадь нерестилищ. Поэтому с 1974 г. решено было ввести запрет на ее промысел (Смирнов, 1998, 2001а). В дальнейшем, вплоть до 1988 г., вылов сельди ограничивался контрольным ловом ее нерестовых скоплений в Гижигинской губе с целью наблюдений за ее биологическим состоянием, при этом минимальный вылов составлял 0,1 тыс. т, максимальный – 8,3 тыс. т, средний – 3,2 тыс. т.

В 1987 г. в связи с появлением ряда многочисленных поколений сельди ее запас стал увеличиваться. Начиная с 1988 г., когда учтенная численность гижигинско-камчатской сельди достигла 1050 млн. экз., а ее половозрелых рыб – 885 млн экз., специалисты Мо ТИПРО рекомендовали возобновить ее промысел в период нагула (Смирнов, 2002б). В этом же году в осенне-зимний период два промысловых судна с кошельковыми неводами за 6 дней выловили 1,1 тыс. т сельди в зал. Шелихова, при этом средний улов на замет составлял 125 т (Вышегородцев, 1994б). Лов нагульной сельди в зал. Шелихова в осенне-зимний период проводился до 1992 г. и достиг величины 4,4 тыс. т.

С 1993 г. и по 2010 гг. общий вылов сельди был невелик и изменялся в пределах 3,2–31,4 тыс. т. Средний вылов составлял 12,8 тыс. т. Специализированный морской лов гижигинско-камчатской сельди проводился редко. Тем не менее, некоторое ее количество ежегодно вылавливалось в море в качестве прилова при промысле минтая и охотской сельди. Особенно высокими приловы сельди были при промысле минтая в районах ее предзимовальных или зимовальных скоплений. Так, прилов гижигинско-камчатской сельди при промысле минтая и охотской сельди на таких скоплениях в январе–апреле 1993–2010 гг. изменялся в пределах от 0,1 (2004) до 17,8 тыс. т (1997). В 1990-х и 2005 гг. вылов нагульной гижигинско-камчатской сельди в море был меньше, чем нерестовой. Однако весьма вероятно, что цифра вылова в эти годы могла быть занижена из-за несовершенства сбора промысловой статистики. В последнее десятилетие (за исключением 2005) основу вылова гижигинско-камчатской сельди составлял именно ее морской лов, на долю которого в среднем приходилось около 71,6%.

Начиная с 2002 г., официально был разрешен промысел нерестовой сельди. Тем не менее, вылов ее с этого времени почти не изменился. Так, если в период 1988–2001 гг. ее средний вылов составлял 4,5 тыс. т, то с 2002 по 2007 г. он составлял 4,1 (Смирнов, 2010г), а в 2008–2010 гг. – всего 0,2 тыс. т.

В целом, если давать оценку интенсивности промысла нерестовой гижигинско-камчатской сельди по ее вылову, то период 1988–2010 гг. по своей интенсивности больше похож на таковой в годы начала освоения ее запасов, когда в год в среднем добывали 8,1 тыс. т нерестовой сельди.

Такое положение дел связано не только с отсутствием у рыбопромышленников интереса к промыслу нерестовой сельди, но и с тем, что в настоящее время в Гижигинской губе отсутствует собственная база для приема и обработки рыбы. Береговые рыбокомбинаты, построенные в 1950–1960-х гг. в поселках Эвенск, Чайбуха, Таватум, расположенные вблизи нерестилищ сельди, пришли в негодность и запустение. В связи с этим, весь сырец сдавался на рыбоперерабатывающие суда, арендованные на период путины в других дальневосточных регионах. Суда часто подходили в район лова с опозданием, когда «пик» промысла уже был пройден, как, например, в 2003 г., поэтому количество судов, принимавших сырец, не связано с объемом вылова. Все вместе это привело в последние годы к катастрофическому падению вылова, с 560 т в 2008 г. до 54,5 т в 2009 г. и до 100 кг в 2010 г. Причем в 2010 г. промысла нерестовой сельди в зал. Шелихова не было, лов вели лишь рыбаки-любители в рамках спортивно-любительского рыболовства (Смирнов, 2011а).

Таким образом, историю освоения запасов гижигинско-камчатской сельди можно условно разделить на четыре этапа. Первый этап – это становление промысла. Он продолжался с середины 1920-х гг. до 1954 г. Промысел базировался на облове нерестовой сельди и прово-

дился с берега. Средний вылов составлял в эти годы 8,1 тыс. т. Второй этап – интенсивная эксплуатация запаса – с 1955 г. до начала 1970-х гг.. Средний вылов достигал 45,5 тыс. т. Этот этап характеризовался интенсивным развитием морского промысла сельди. Третий этап – годы депрессии (с 1974 по 1987). Промысел сельди был запрещен, ее лов велся только в Гижигинской губе в период нереста сельди в режиме контрольного лова, и средний вылов достигал 1,6 тыс. т. Четвертый этап – современный, он начался в 1988 г. Промысел сельди вновь был разрешен. Однако специализированный лов нагульной сельди в море почти не ведется, а ее среднегодовой вылов едва превышает таковой на первом этапе промысла и составляет 11,3 тыс. т.

Если выйти за рамки рассматриваемого нами временного промежутка (1978–2010), то можно отметить, что с 2012 г. ситуация изменилась. В связи с ежегодным низким выловом и стабильным состоянием запаса сельди, обитающей в Западно-Камчатской подзоне, ФГУП «МагаданНИРО» обосновал ее исключение из перечня объектов, для которых устанавливается общий допустимый улов (ОДУ), и перевод в категорию видов, освоение которых происходит в режиме возможного вылова (ВВ) (Смирнов, 2013б). Различия в способе освоения состоят в том, что при лове в режиме ОДУ, наделение квотами производится по долям, которые закреплены между пользователями на длительный срок, а при промысле в режиме ВВ – по заявительному принципу.

Биологическое обоснование о переводе объекта из одной категории промысла в другую было одобрено Росрыболовством и с 2012 г. ее добыча стала осуществляться по заявительному принципу. Такое решение привело к позитивным изменениям в освоении запасов гижигинско-камчатской сельди.

Если в январе–апреле 2011 г. специализированный промысел гижигинско-камчатской сельди в Западно-Камчатской подзоне не проводился, а в качестве прилова на промысле минтая было добыто 1,37 тыс. т сельди (Смирнов, 2012e), то, по данным судовых суточных донесений (ССД), в январе 2012 г. в Западно-Камчатской подзоне было добыто 4,64 тыс. т сельди, в феврале – 2,55 тыс. т, в 1-2 декадах марта – 0,69 тыс. т. Все уловы, указанные выше, были получены в приграничных районах с Северо-Охотоморской подзоной в 5–10 милях от границы и сразу по окончании работы этих судов на сельди в Северо-Охотоморской подзоне. Такой характер промысла наводил на размышления о том, где фактически выловлена сельдь. Однако при проверке судов инспекторами рыбоохраны и анализе данных спутникового позиционирования, нарушений не было выявлено.

В 2012 г. специализированный промысел сельди в исключительной экономической зоне (ИЭЗ) РФ в Западно-Камчатской подзоне начался с 25 марта: 3 крупнотоннажных судна (КТФ) ловили сельдь в районе $57^{\circ}30'–58^{\circ}30'$ с. ш. и $153^{\circ}40'–154^{\circ}00'$ в. д. Их вылов составил 1,3 тыс. т (личное сообщение Ю.В. Омельченко). Этот промысел сомнений не вызывает, так как по многолетним наблюдениям в этот период времени гижигинско-камчатская сельдь уже образует преднерестовые скопления, имеющие промысловую значимость и начинает совершать преднерестовую миграцию из районов зимовки, проходя через вышеуказанный район (Смирнов, 2002б, 2009з).

В апреле промысел сельди проходил в районе $57^{\circ}30'–59^{\circ}00'$ с. ш. и $153^{\circ}40'–157^{\circ}00'$ в. д. В нем участвовало до 11 судов крупнотоннажного и до 2 судов среднетоннажного флота. Вылов за месяц составил 12,15 тыс. т.

В мае промысел сельди продолжали 6 судов, которые сместились северо-восточнее: $58^{\circ}20'–59^{\circ}00'$ с. ш. и $156^{\circ}00'–157^{\circ}10'$ в. д. Суда добыли всего 450 т, т.к. после 7 мая большинство косяков уже переместились из ИЭЗ РФ на прибрежные нерестилища, находящиеся в территориальных водах РФ, став, таким образом, недоступными для облова. Всего в 2012 г., учитывая вылов в осенний период, было выловлено 22,54 тыс. т (Смирнов, 2013б). Годовое освоение составило уже 45 %, т. е. в 7 раз больше, чем в 2011 г.

Таким образом, наше предположение о том, что переход от квотирования к заявительному принципу лова, вызовет интерес рыбохозяйственных предприятий и будет способствовать увеличению вылова этого объекта (Прикоки, Смирнов, 2013), оправдалось.

В 2013 г. вылов достиг еще большего объема: в январе, по данным ССД, в Западно-Камчатской подзоне было добыто 3,27 тыс. т сельди, в феврале – 6,71 тыс. т, в марте – 5,48 тыс. т, в апреле – 63,62 тыс. т. Итого вылов за январь–апрель составил 79,08 тыс. т (Смирнов, 2013e) что более чем в 4,5 раза превысило среднегодовой вылов за 2007–2011 гг. (см. рис. 15).

По данным ССД, лов в апреле 2013 г. производился значительным количеством судов: работало от 10 до 46 единиц крупнотоннажного флота и от 3 до 8 единиц среднетоннажного флота (рис. 16). Траления проводились на изобатах от 120 до 481 м. Максимальное количество судов наблюдалось во II декаде апреля. Флот затратил 654 судо-суток и выполнил 1546 тралений. Средний вылов на судо-сутки составил 97,3 т, на траление – 41,2 т (Смирнов, 2013u).

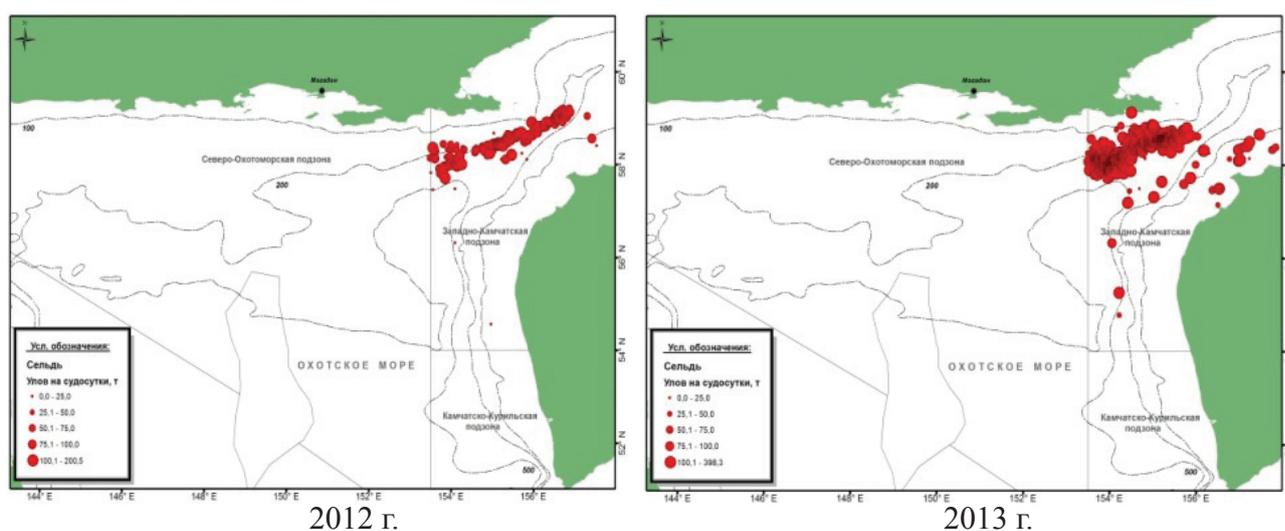


Рис. 16. Распределение уловов сельди в Западно-Камчатской подзоне Охотского моря в апреле 2012 и 2013 гг. (по данным ССД)

Первая попытка представить биологическое обоснование минимального промыслового размера гижигинско-камчатской сельди, обитающей в северо-восточной части Охотского моря, была предпринята нами на основании данных уловов промысловых и научно-исследовательских судов в осенне-зимний период 1988–1992 гг. (Смирнов, 1994). Использовались такие показатели, как соотношение половозрелых и неполовозрелых рыб, естественная смертность, динамика биомассы по возрастным группам.

По материалам 1998–2002 гг. были получены новые данные о массовом половом созревании и промысловой мере гижигинско-камчатской сельди (Смирнов, 2006a). Очевидно, что за прошедшие годы в условиях обитания а, следовательно, и в структуре популяции, произошли определенные изменения, требующие уточнения возраста массового полового созревания и промысловой меры.

Широкомасштабный промысел гижигинско-камчатской сельди в зал. Шелихова и прилегающих районах в 1993–2010 гг. не проводился, так как в условиях рынка этот объект стал менее привлекательным для судовладельцев по причине удаленности участков лова, отсутствия в этом районе береговых рыбоперерабатывающих мощностей и более сложных условий промысла (сильные течения, сложный донный рельеф, частые шторма) по сравнению с охотской сельдью. По имеющимся в нашем распоряжении данным, собранным со-

трудниками ФГУП «МагаданНИРО» из уловов научно-исследовательских и промысловых судов, видно, что в последнее 10-летие в осенний период значительно снизилось количество зрелых особей в младшевозрастных группах, а возраст массового полового созревания в последние годы составляет уже не 4+, а 5+ лет (см. табл. 29 на с. 72).

Однако Г.В. Никольский (1974) связывает созревание рыб не с возрастом, а с размерами. Анализируя соотношение половозрелых и неполовозрелых рыб по размерным группам (табл. 49), можно отметить, что динамика уменьшения доли неполовозрелых особей с увеличением размерного ряда в последние годы изменилась. Так, при длине тела (по Смитту) от 22,6 до 26,5 см в 1998–2010 гг., доля половозрелых рыб снизилась в среднем в 1,5 раза, по сравнению с периодом 1988–1992 гг. Массовое созревание в 1988–1992 гг. наблюдалось в интервале от 24,6 до 25,5 см (71 %), а в настоящее время – у более крупных рыб, имеющих длину тела от 25,6 до 26,5 см (74,9 %).

Таблица 49

Среднеголетняя доля половозрелой гижигинско-камчатской сельди по размерным группам в нагульный период, %

Длина тела по Смитту, см	Годы	
	1988–1992	1998–2010
17,6–18,5	0,0	2,9
18,6–19,5	2,0	4,8
19,6–20,5	0,8	6,7
20,6–21,5	3,9	4,0
21,6–22,5	11,8	18,5
22,6–23,5	30,6	19,8
23,6–24,5	41,3	33,2
24,6–25,5	71,0	47,3
25,6–26,5	79,3	74,9
26,6–27,5	88,8	91,5
27,6–28,5	95,5	94,4
28,6–29,5	97,9	97,8
29,6–30,5	98,4	99,5
30,6–31,5	100,0	100,0

Изменения в особенностях индивидуального жизненного цикла может вызывать и промысел: рыбы становятся половозрелыми при меньших размерах и в более молодом возрасте (Enberg et al., 2010). В случае с гижигинско-камчатской сельдью, вероятно, именно отсутствие масштабного промысла и привело к снижению количества зрелых особей в младшевозрастных группах и увеличению возраста массового полового созревания.

Средние длина и масса тела по возрастным группам также уменьшились (табл. 50, 51). Рассматриваемые нами этапы отличаются по уровню запасов: 1988–1992 гг. – восстановление запасов (после депрессии) и 1998–2010 гг. – стабилизация и рост запасов. Таким образом, в период стабилизации и роста запасов во всех рассматриваемых нами возрастных классах произошло снижение длины и массы тела сельди, по сравнению с этапом восстановления (Смирнов, 2012а).

Эти изменения биологической структуры, видимо, вызваны неблагоприятными условиями зимовки (большой ледовитостью моря, сильным выхолаживанием воды) и нагула, происходящими в ходе изменений климатических и океанологических условий северной части Тихого океана (Шунтов и др., 1997). В Охотском море, в частности, в зимние периоды 1998–2000 гг. отмечено аномально сильное замерзание моря, вероятно, сказавшееся и на системе циркуляции вод (Кузнецов, Кузнецова, 2002). Повлияло и ухудшение кормовых условий в северо-восточной части Охотского моря (Смирнов, 2005б), а также снижение темпов роста ввиду возрастающей плотности популяции. Аналогичное замедление роста из-за высокой плотности популяции отмечено и у охотской сельди (Мельников, Радченко, 1999).

Таблица 50

Среднемноголетние показатели длины тела (по Смитту) гижигинско-камчатской сельди по возрастным группам в нагульный период, см

Годы	Возраст, лет					
	2+	3+	4+	5+	6+	7+
1988–1992	19,6	22,6	24,5	26,5	28,2	29,3
1998–2010	18,0	22,4	24,2	26,4	27,1	27,8

Таблица 51

Среднемноголетние показатели массы тела гижигинско-камчатской сельди по возрастным группам, в нагульный период, г

Годы	Возраст, лет					
	2+	3+	4+	5+	6+	7+
1988–1992	67	121	157	215	265	296
1998–2010	59	109	142	193	219	232

Интересно отметить, что темп созревания самок стал более низким и также уменьшился по сравнению с периодом 1988–1992 гг. (см. табл. 30 на с. 72). Это особенно важно учитывать при прогнозировании годового объема допустимого улова и прироста биомассы промыслового запаса. В последние годы этот показатель рассчитывается согласно концепции репродуктивной изменчивости Е.М. Малкина (1995). Согласно этой концепции, допустимая доля изъятия находится в достаточно строгой зависимости от возраста массового полового созревания самок (Малкин, 1995). Средний возраст массового полового созревания самок гижигинско-камчатской сельди, по уточненным данным последних лет, составляет 6 лет. Для этого возраста промысловое изъятие рекомендуется оценивать в 20,7 % от биомассы запаса.

Попытаемся определить, на каком году жизни в настоящее время биомасса нагульной сельди достигает максимума, и соответствующий ему размер рыб, применив уточненные коэффициенты естественной смертности, пересчитанные нами совместно с лабораторией системного анализа промысловых биоресурсов ФГУП «ВНИРО» по многолетним материалам ФГУП «МагаданНИРО».

Согласно нашим расчетам (табл. 52), кульминация биомассы гижигинско-камчатской сельди наступает в возрасте 6+. Средняя длина (по Смитту) рыб этой возрастной группы в настоящее время отличается от таковой в 1988–1992 гг. и равняется 27,1 см (см. табл. 50).

Расчеты показывают, что за рассматриваемый период зависимость стандартной длины тела от длины тела по Смитту имеет линейный характер и описывается уравнением $y = 0,9734x - 0,5052$ (рис. 17).

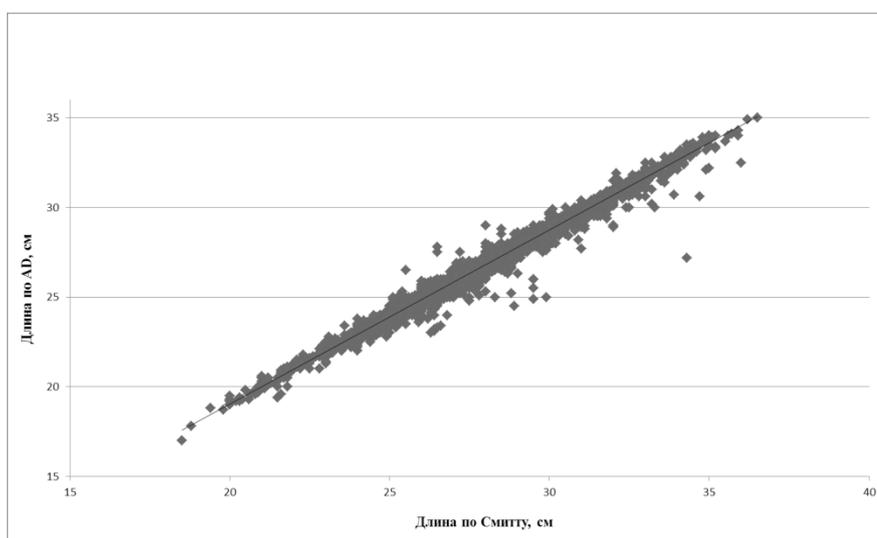


Рис. 17. Зависимость длины тела по Смитту от стандартной длины тела нерестовой гижигинско-камчатской сельди в период 1998-2010 гг.

В таком случае, для длины тела по Смитту, равной 27,1 см, стандартная длина тела будет составлять 25,87 см. Следовательно, установленный в действующих «Правилах рыболовства...» минимальный промысловый размер на гижигинско-камчатскую сельдь, равный 24 см, должен быть увеличен на 1,87 см. Исходя же из данных табл. 50, стандартная длина тела (промысловая мера) должна рассчитываться от длины тела по Смитту, равной 26,4 см, и составлять 25,19 см.

Таблица 52

Зависимость средней биомассы нагульной сельди от возраста (за 1998–2010 гг.)

Возраст, лет	Среднегодовалый условный коэффициент годовой естественной смертности, %	Исходная численность, экз.	Средняя масса 1 экз., г	Биомасса, г
1+	–	1000	35	35000
2+	37	630	59	37170
3+	27	460	109	50140
4+	15	391	142	55522
5+	10	352	193	67936
6+	11	313	219	68547
7+	14	269	232	62408
8+	17	223	254	56642
9+	23	172	292	50224
10+	29	122	319	38918
11+	36	78	357	27846
12+	42	45	391	17595
13+	50	22	410	9020
14+	57	9	373	3357

С другой стороны, в 1998–2010 гг. рекомендуемое годовое изъятие осваивалось не полностью – от 5 до 40 %, составляя в среднем 17 % (табл. 53).

В связи с этим полагаем, что минимальная промысловая мера на гижигинско-камчатскую сельдь в ближайшие годы может быть оставлена без изменений в размере 24 см, как и установленная сейчас. Необходимость ее пересмотра в сторону увеличения, возможно, возникнет при организации ее масштабного промысла в Западно-Камчатской подзоне.

Таблица 53

**Вылов и освоение ОДУ
гижигинско-камчатской сельди в 1998–2010 гг.**

Год	Вылов (тыс. т)	Освоение ОДУ, %
1998	3,6	7,8
1999	3,4	4,9
2000	17,5	20,1
2001	15,3	19,6
2002	31,4	30,2
2003	22,2	24,4
2004	26,1	40,2
2005	9,0	15,0
2006	8,5	21,7
2007	3,2	8,4
2008	3,1	9,1
2009	7,5	14,1
2010	4,5	4,8

В целях рациональной эксплуатации промыслового запаса популяции гижигинско-камчатской сельди следует действовать по нескольким направлениям.

Во-первых, следует возобновить активный морской промысел в осенний период. Ранее было установлено, что в Северо-Охотоморской подзоне в осенний период присутствуют охотская, тауйская и гижигинско-камчатского сельди (Мельников, 2005; Лобода, 2007; Смирнов, 2008б; Смирнов, 2009з). В среднем, доля гижигинско-камчатской сельди в этой подзоне колебалась от 22 % в ИONO-Кашеваровском до 45 % в Притауйском районе (Чернышев и др., 2002; Radchenko, Melnikov, 2001). В последние годы, по результатам морских комплексных съемок, проводимых ФГУП «ТИНРО-Центр» при участии ФГУП «МагаданНИРО», установлено, что не менее 53 % взрослых особей гижигинско-камчатской сельди нагуливалось осенью не в Западно-Камчатской, а в Северо-Охотоморской подзоне (Смирнов, 2012г).

Во-вторых, необходимо интенсифицировать береговой промысел в районах нерестовых подходов путем:

– применения авиации для поиска промысловых скоплений и наведения на них судов с активными орудиями лова (Смирнов, 2008б), причем наиболее эффективны для проведения таких работ суда типа РС-300, оснащенные кошельковыми неводами. В настоящее время в северной части Охотского моря осталось только одно действующее судно такого типа, поэтому необходима государственная программа, направленная на поддержку их строительства (Смирнов, 2012б);

– равномерного размещения ставных неводов на тех нерестилищах, где в последние годы наблюдаются стабильные подходы сельди; восстановления береговых перерабатывающих предприятий в поселках Эвенск, Чайбуха, Таватум;

– организации глубокой переработки сырца (Смирнов, 2012в) в целях выпуска продукции, пользующейся повышенным спросом как на внутреннем, так и на внешнем рынках (икры в ястыках и т. п.).

В-третьих, следует упорядочить ежегодный промысел в преднерестовый период. Ранее промысел проводился в апреле 2000 г., когда общий вылов составил 4,4 тыс. т (Смирнов, 2009б). В 2012–2013 гг., как уже говорилось выше, в январе–апреле было выловлено 22,54 и 79,08 тыс. т соответственно.

В-четвертых, необходимо применять методы паразитоиндикации, генетической и морфоэкологической дифференциации при промысле нагульных смешанных скоплений гижигинско-камчатской, охотской и тауйской сельдей для определения объема изъятия сельди каждой популяции.

Таким образом, вполне реально увеличить годовой вылов гижигинско-камчатской сельди до 80–90 тыс. т. Такого же мнения придерживается и Г.А. Богданов (2009), который считает, что гижигинско-камчатская сельдь используется промыслом в незначительной мере и необходимо развивать ее лов в преднерестовый и нерестовый периоды. При возобновлении масштабного промысла необходимо воссоздать на ежегодной основе в Охотском море штаб по оперативному регулированию промысла. Штаб сможет оперативно организовать консультирование капитанов добывающих судов и их обеспечение достоверной научной информацией о районах формирования промысловых скоплений, что позволит осваивать полностью выделяемые квоты (Смирнов, 2009и).

ЗАВИСИМОСТИ ПОПУЛЯЦИОННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ОТ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Для правильной оценки состояния запасов и определения такого объема возможного вылова, изъятие которого не вызовет негативных изменений популяционных параметров гижигинско-камчатской сельди, необходимо учитывать различные факторы, влияющие на состояние популяции.

С начала 1990-х гг. XX в. под действием естественных космогеофизических и климато-океанологических факторов в пелагических экосистемах дальневосточных морей началась грандиозная перестройка, и сейчас ценозы находятся в переходном состоянии. Известно, что климат Земли представляет собой чередование теплых и холодных эпох различной продолжительности. С XIII по XVIII в. длился так называемый *Малый ледниковый период*. С середины XIX в. средняя глобальная температура начала возрастать. С этих позиций все 20-е столетие и первые годы XXI в. могут рассматриваться как начало новой, относительно теплой эпохи. Как указывает В.П. Шунтов (1998), эта естественная климатическая ритмика (в данном случае речь идет о цикличности в несколько сотен лет) неоправданно игнорируется и рассматривается большинством авторов, как результат парникового эффекта (Христофорова, 2005).

В пределах многовековых циклов наблюдаются более короткие ритмы – от 2-х до нескольких десятков лет. По эффекту действия на биоту наиболее масштабными, по видимому, являются 40–60-летние циклы. Именно с этими циклами связаны ландшафтные перемены, внутривековые пульсации фаунистических группировок и многолетние тенденции в изменении флуктуирующих видов (Кляшторин, 1996; Шунтов и др., 1997; Шунтов, 1998). В XX в. первый теплый период длился с 1910 по 1940 г. Второй теплый период начался в середине 1970-х гг. Со снижением температуры в начале 1990-х гг. произошла новая перестройка в пелагических сообществах. Однако А.И. Кафанов (2001) показал, что и в прежние исторические эпохи климатические процессы в разных районах дальневосточных морей довольно часто шли несинхронно или в противофазе. Поскольку Берингово и, особенно Охотское, моря глубоко вдаются в сильно охлаждающиеся зимой материки, автор считает возможным специфический ход природных процессов в этих регионах, а именно: при глобальном, т. е. планетарном потеплении, развитие в их бассейнах холодоустойчивой биоты. Таким образом, при глобальном потеплении в северном полушарии в целом закономерного повышения температуры в северо-восточной части Азии не наблюдается.

Г.В. Хен с коллегами (2002) показали, что с 1997 г. в Охотском море произошло значительное похолодание.

Характер развития гидрологических процессов в различных районах дальневосточных морей, в первую очередь зависит от глобальных факторов – солнечной активности, скорости вращения Земли, многолетнего лунного прилива. Но он также зависит от дислокации и мощности основных региональных климатических центров – Алеутского минимума, Сибирского и Гавайского максимумов и др. При этом решающее значение имеет соотношение зонального (широтного) и меридионального атмосферного переносов, особенно в холодную половину года. При преобладании меридиональных процессов с вторжением с севера холодных воздушных масс обстановка в дальневосточных морях значительно меняется: она делается менее стабильной и приобретает черты континентальности. К середине 1990-х гг., на фоне снижения биомассы минтая, происходило нарастание численности сельди и лососей.

При этом в зал. Шелихова молодь сельди и минтая обитает совместно, и не исключено, что пищевая конкуренция с минтаем является одной из причин медленного роста гижигинско-камчатской сельди.

Наблюдение за биомассой и структурой ихтиоценов, а также за планктоном показало ослабление Западно-Камчатского течения, переносящего океанские воды на север Охотского моря, наиболее серьезным последствием которого стало ослабление апвеллингов у входа в зал. Шелихова и общей микроциркуляции вод по внутреннему периметру североохотоморского шельфа. Это, в свою очередь, вызвало расширение шельфовых субарктических пелагических ландшафтов, что сделало экологическую обстановку на севере моря более благоприятной для сельди (Христофорова, 2005).

Вот факторы, по нашему мнению, способствующие росту численности популяций сельди:

1. Периодические изменения климатических и связанных с этим океанологических условий северной части Тихого океана вызывают сдвиги в структуре нектонных сообществ, в результате которых численность минтая уменьшается, а сельди – увеличивается (Шунтов и др., 1997).

2. Слабое промысловое изъятие. Район северо-западной Камчатки (между 56° и 58° с. ш.), где при зимне-весеннем промысле минтая приловы сельди на промысле минтая ранее были значительны, в последние годы обычно частично или полностью закрывался льдом, что препятствовало лову. В этот период изъятие составляло от 0,14 (2004) до 3,1 % (2006) от рекомендованных объемов. Позже, когда ледовая обстановка становилась благоприятной для промысла, согласно «Правилам рыболовства...», ввиду начала массового нереста минтая в Западно-Камчатской подзоне, для судов охотоморской минтаевой экспедиции с 1 апреля лов прекращался, соответственно, и вылов сельди тоже.

Весной в нерестовый период изъятие гижигинско-камчатской сельди составляло от 0,0001 (2010) до 10,5 % (2006) от рекомендованных объемов. Столь незначительный вылов обусловлен недостатком приемных мощностей. В период перестройки пришли в негодность береговые приемные рыбоперерабатывающие базы, располагавшиеся вблизи основных нерестилищ гижигинско-камчатской сельди (в поселках Эвенск, Таватум, Чайбуха). Количество крупных рыбоперерабатывающих судов, осуществлявших приемку сырца в период весенней путины, недостаточно, так как в большинстве своем они подходили из других дальневосточных регионов, в основном из Приморья, и основная масса этих судов была задействована на проходящей в эти же сроки весенней нерестовой путине охотской сельди. Поэтому работа в районе лова нерестовой гижигинско-камчатской сельди для них была экономически невыгодна.

Несмотря на имеющиеся возможности сырьевой базы, в нагульный период масштабный промысел нагульной сельди с 1992 г. не проводили ввиду более сложных для промысла, по сравнению с охотской сельдью, условий: сильные течения, отсутствие удобных бухт для укрытия флота от штормов, удаленность береговых перерабатывающих мощностей. Кроме того, недостаточная изученность нагульных миграций не позволяла дать четкие рекомендации добывающему флоту – где и в какие сроки проводить облов скоплений. Имели место лишь разовые уловы сельди отдельными судами. Суммарное изъятие за сентябрь–декабрь в Западно-Камчатской подзоне в последние годы составляло от 2,9 (2010) до 11,5% (2009) от рекомендованных объемов.

3. Появление урожайных (высокочисленных) поколений, в частности, 1993, 1994, 2004 гг. рождения. Урожайные поколения по численности могут превышать неурожайные в несколько раз (Тюрнин, 1965а; Марти, 1968). Многолетняя средняя численность таких поколений у гижигинско-камчатской сельди в возрасте вступления в нерестовый запас, т. е. 4 года, в 4,3 раза выше, чем у неурожайных. Эти поколения в последние годы обеспечивали расширенное воспроизводство популяции гижигинско-камчатской сельди.

4. Возрастание плотности кладок икры на нерестовые субстраты и расширение нерестовой части ареала на юг. По данным водолазных икорных съемок в 1988 г. на центральных

нерестилищах плотность обикрения была равна 1,642 млн. икр./м² (Вышегородцев, 1994а), в 1999 г. – 2,469 млн. икр./м² (Смирнов, 2000б), в 2002 г. – 1,786 млн. икр./м² (Смирнов, 2004б), тогда как в 1950-е гг. она составляла 1,413 млн. икр./м² (Галкина, 1959а).

Отмечено возобновление ежегодного нереста гижигинско-камчатской сельди у Западной Камчатки: весной 1999–2001 гг. у пос. Усть-Хайрюзово наблюдали нерестовые подходы сельди (Трофимов, 2004).

Факторами, замедляющими рост численности и биомассы популяции гижигинско-камчатской сельди, являются следующие:

1. Неблагоприятные для нереста гидрологические и метеорологические условия, сопряженные с предшествующими холодными зимами со значительным льдообразованием в весенний период. Это обстоятельство приводило к позднему вскрытию рек, слабому прогреву воды на основных нерестилищах и их частичному заполнению битым льдом. В такие годы нерест протекал позже обычных сроков и в нетрадиционных районах. В подходах преобладали мелкие косяки (Smirnov, 2000a, b). Следствием этого стало появление неурожайных поколений, в частности, 1996, 1998, 1999 года рождения.

2. Периодическое ухудшение кормовых условий в северо-восточной части Охотского моря (уменьшение общей биомассы зоопланктона или его отдельных видов, являющихся основой питания сельди – эвфаузиид, копепод). Недостаток пищи привел в 1998–2000 гг. к снижению средней массы тела по сравнению со среднемноголетними значениями у рыб, составлявших основу стада – в возрасте 5–10 лет и расширению нагульных миграций на запад (Смирнов, 2005б) – в Притауйский и ИONO-Кашеваровский районы, а также на юг, до Курильских островов (Смирнов, 2002а). Доля гижигинско-камчатской сельди в смешанных нагульных скоплениях варьировала от 22 % в ИONO-Кашеваровском до 45 % в Притауйском районе Охотского моря (Radchenko, Melnikov, 2001; Чернышев и др., 2002). По нашим данным, осенью 1999 г. в Притауйском районе в нагульных скоплениях доля рыб с признаками, характерными для гижигинско-камчатской сельди, составляла около 20% (Смирнов, 2001а).

3. Хищничество со стороны других рыб и морских млекопитающих. Численность белух на нерестилищах сельди в Гижигинской губе зал. Шелихова, по экспертным оценкам (результаты попутных наблюдений при авиаучетах сельди), превышает несколько тысяч особей. В последнее время их количество увеличивается, так как масштабный промысел белух в заливе Шелихова не проводится уже много лет (Огнетов, 2002). Суточный рацион одного животного составляет 7 % от массы тела (Матишов, Огнетов, 2006). В период нерестовых подходов сельди эти морские млекопитающие, по данным наших наблюдений, избирательно питаются только ею. Поэтому мы полагаем, что изъятие сельди хищниками сопоставимо с цифрами вылова в весенний период. В.П. Шунтов (1998) также считает, что масштабы выедания морскими млекопитающими нектона (в том числе минтая, сельди, лосося), сопоставимы с промысловым выловом.

С другой стороны, сельдь выедается и другими рыбами. Например, в прибрежных водах Камчатки молодь лососей способна поедать личинок и мальков сельди в течение длительного периода – с июня по сентябрь. При этом в годы, когда личинок сельди много, а корма для них мало, лососи, выедая личинок, могут тем самым ослаблять внутривидовую конкуренцию и положительно влиять на урожайность поколений сельди (Карпенко, Максименков, 1988).

4. Возрастающая ввиду роста численности плотность популяции приводит к снижению темпов роста и массы тела рыб по возрастным группам. Аналогичное замедление роста, сроков полового созревания, упитанности и плодовитости, ввиду высокой плотности популяции, отмечено и у охотской сельди (Мельников, Радченко, 1999).

5. Наблюдаемое в последние годы (по данным водолазных съемок нерестилищ) откладывание части икры на грунт. На грунт сельдью откладывается от 3 до 15 % икры, при этом

в значительных объемах она смывается в результате волнового воздействия, а оставшаяся часть заносится песком и илом, что позволяет сделать предположение о крайне низком уровне выживания личинок по сравнению с икрой, отложенной на водоросли (Смирнов, 2004б).

6. Кроме того, на численность популяции через появление урожайных поколений влияют такие абиотические факторы, как сроки очищения от льда Гижигинской губы и изменчивость солнечной активности.

Возрастание солнечной активности обычно ведет к периоду потепления, и эти долгопериодные колебания сказываются на изменении численности и биологических показателей сельдей (Смирнов, 2002г, д). Колебания численности в стадах тихоокеанских сельдей, относящихся к одному виду, иногда не совпадали по фазе. Так, сельди северной части Охотского и западной части Берингова морей в период максимума солнечной активности (в 1950-е гг.) достигали наивысшей численности, а запасы сахалино-хоккайдской, декастринской и сельди зал. Петра Великого в это время многократно уменьшились (Науменко, 2001).

По мнению И.Б. Бирмана (1973), наиболее высокоурожайные поколения гижигинско-камчатской сельди появляются между максимумами и минимумами солнечной активности. В годы, когда районы нереста освобождались от льда поздно, по нашим данным, чаще рождались неурожайные поколения (Смирнов, 2005а).

Анализ количественной связи родительских и дочерних стад тихоокеанской сельди на примере корфо-карагинского стада показал, что в годы средней и высокой численности родительских стад главным фактором в формировании урожайных и неурожайных поколений выступают природные условия. В годы низкой и депрессивной численности главным фактором становится численность производителей (Качина, 1975).

Условно присвоив высокоурожайным поколениям 3 балла, среднеурожайным – 2, а низкоурожайным – 1, рассмотрим зависимость дат очищения от льда Гижигинской губы в период с 1978 по 1994 г., солнечной активности, выраженной в числах Вольфа за этот же период и урожайность поколений в нерестовом запасе конкретных лет (рис. 18, 19).

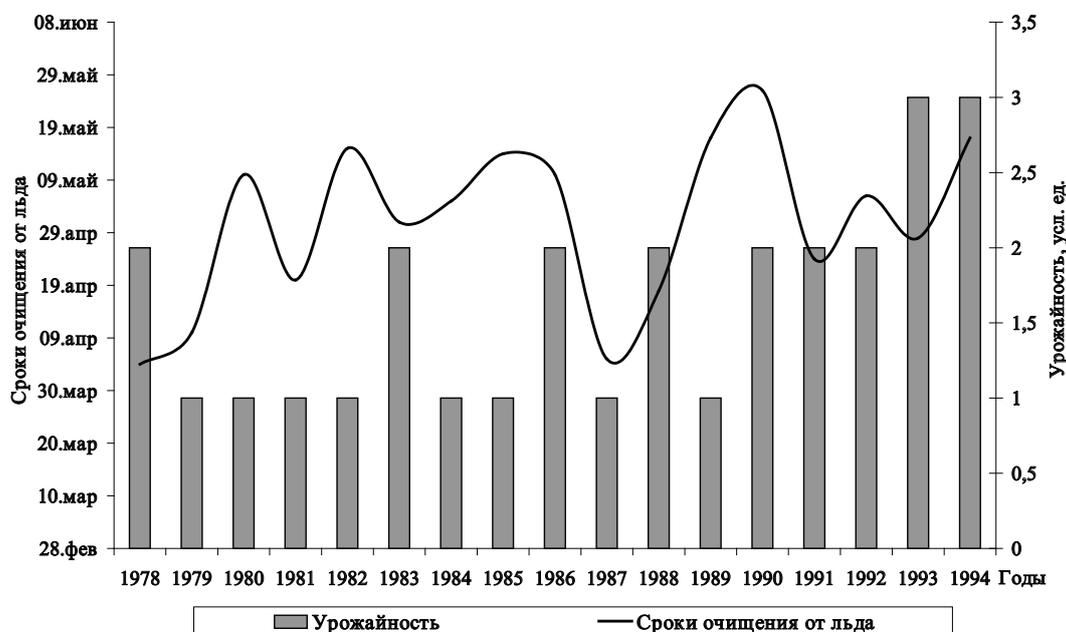


Рис. 18. Сроки очищения от льда Гижигинской губы зал. Шелихова и урожайность поколений гижигинско-камчатской сельди (Смирнов, 2009г).

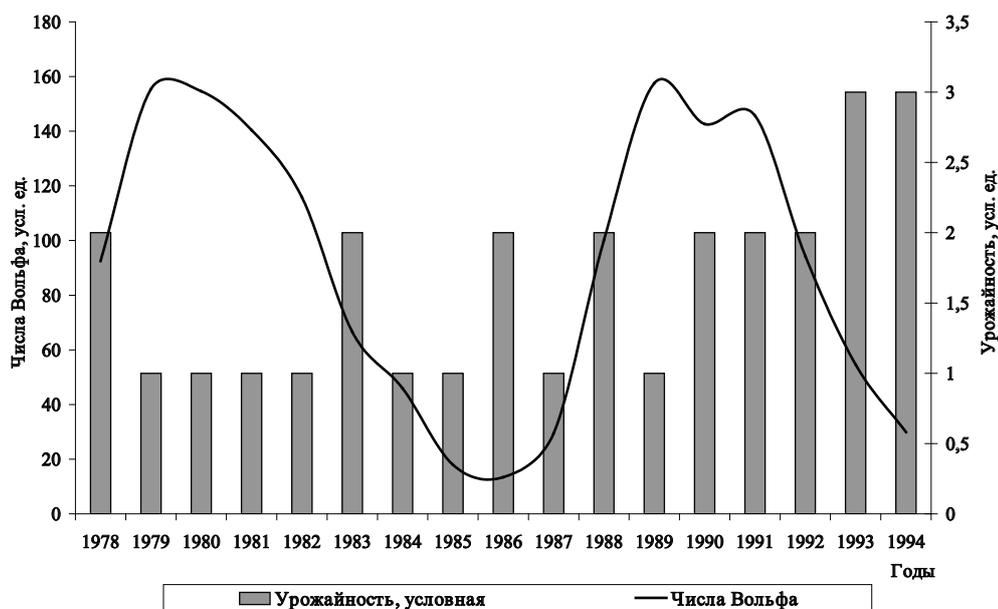


Рис. 19. Солнечная активность и урожайность поколений гижигинско-камчатской сельди (Смирнов, 2009₂).

На рис. 18, 19 видно, что раннее освобождение льда районов нереста не всегда приводит к появлению высокоурожайных поколений. Если же лед сходит поздно, то в такие годы чаще рождаются неурожайные поколения (Смирнов, 2003).

Сравнение численности поколений с колебаниями солнечной активности показывает, что эти показатели в рассматриваемый период находились в противофазе – неурожайные поколения формировались в годы повышенной солнечной активности (1979, 1980, 1981, 1982, 1989 годов рождения). В то же время, когда числа Вольфа имели средние и минимальные показатели, появлялись высокоурожайные (1993, 1994 годов рождения) и среднеурожайные (1978, 1983, 1986, 1988, 1992 годов рождения) поколения. Формирование поколения низкой численности в 1985 г., т. е. в год низкой активности Солнца, казалось бы, противоречит вышеизложенному утверждению. Однако в тот год, также как и в 1984 г., наблюдалось позднее очищение Гижигинской губы от льда, и неблагоприятные условия развития икры и личинок, что, очевидно, привело к уменьшению численности выживших особей. Поколения 1990–1991 годов рождения также не соответствуют предполагаемой нами сопряженности. Они должны быть низкоурожайными, тем более что в 1990 г. Гижигинская губа поздно очистилась от льда. Поколение 1987 года рождения, наоборот, не должно было быть низкоурожайным, так как в год его рождения солнечная активность была низкой, а Гижигинская губа рано очистилась от льда. В этих случаях, по-видимому, большее влияние оказали какие-то иные факторы.

Как считает Н.И. Науменко (2001), урожайные генерации в охотском, гижигинско-камчатском, восточно-беринговоморском и корфо-карагинском стадах сельди чаще появлялись в годы преобладания в нерестовом запасе молодых рыб (обычно 5-годовиков, реже – 4-х и 6-годовиков). Интересно отметить, что в родительском стаде гижигинско-камчатской сельди в 1989–1991 гг. доминировали особи в возрасте 4-6 полных лет соответственно. Относительно урожайные поколения у корфо-карагинской сельди появлялись в 1978, 1979, 1987–1990, 1993, 1994 гг. (Науменко, 2001), что в значительной степени совпадает с частотой возникновения урожайных поколений гижигинско-камчатской сельди.

По данным П.А. Балыкина и А.В. Буслова (2010), у сельди юго-западной части Берингова моря поколения численностью выше средней чаще появлялись в «холодные» периоды лет, т. е. в 1950-е, 1970-е и 1990-е гг., когда наблюдалось пониженное теплосодержание вод.

Под влиянием всех вышеперечисленных факторов окружающей среды численность популяции гижигинско-камчатской сельди колеблется, имея в последние годы тенденцию к увеличению.

Кроме того, за период с 1989 по 2006 г. мы провели ежегодное сравнение длины тела и плодовитости гижигинско-камчатской сельди по возрастным группам со значениями температуры воды придонного слоя в районе зимовки этой сельди.

Анализ показал наличие взаимосвязи температуры воды и темпов роста гижигинско-камчатской сельди, которая выражалась уравнением $y = -17,795x^2 + 11,061x - 0,2453$, с корреляцией, равной 0,91. Наиболее высокая связь наблюдалась у рыб младших возрастных групп.

Таким образом, в годы с мягкими зимами, в дальнейшем, в период нагула, происходило увеличение темпов роста гижигинско-камчатской сельди, что способствовало, соответственно, росту численности популяции, приводящему к росту запасов. В аномально холодные годы, напротив, отмечено уменьшение темпов роста, вплоть до нулевых приростов (Smirnov et al., 2010).

Прямую зависимость темпов роста сельди из разных районов северной части Тихого океана от температуры воды, рассчитанную по модели NEMURO, приводит в совместной публикации и группа авторов из США, Канады и Японии (Megrey et al., 2010).

Плодовитость по возрастным группам, напротив, повышалась в годы с пониженной температурой вод в районах зимовки и повышенной ледовитостью, особенно у сельди возраста 5–10 лет (Фигуркин, Смирнов, 2008б), что, видимо, является компенсаторной реакцией организмов и популяции в целом, на неблагоприятное воздействие факторов внешней среды. Связь температуры воды и плодовитости при этом выражалась уравнением $y = -0,8035\text{Ln}(x) + 24,146$, с корреляцией, равной 0,68.

ВЛИЯНИЕ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА ПОПУЛЯЦИИ ОСНОВНЫХ ПРОМЫСЛОВЫХ РЫБ И ВЗАИМОСВЯЗЬ ЭТИХ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЖДУ СОБОЙ

Условия обитания и воспроизводства основных промысловых рыб северной части Охотского моря постоянно связаны с изменениями гидрологической обстановки, кормовой обеспеченности, влиянием природных и антропогенных факторов, что в значительной степени определяет закономерности динамики численности и биомассы популяций. В последние десятилетия выявлены крупные перестройки в структуре планктонных и нектонных сообществ дальневосточных морей, обусловленные изменением схемы циркуляции вод в Северной Пацифике (Шунтов, 1986, 1998; Шунтов и др., 1997, 1998; Мерзляков, Василенко, 2002; Мерзляков, Темных, 2002). В Охотском море произошло существенное уменьшение водообмена в системе море – Тихий океан (Фигуркин, 1997; Гладышев и др., 1998), что явилось первоосновой расширения зоны, занятой субарктическими сообществами и создания более благоприятных условий для выживания и роста сельди с одновременным ухудшением их для минтая (Авдеев и др., 2001). При этом произошли изменения как в состоянии кормовой базы, так и в суточных рационах молоди и взрослых рыб (Волков, 1996; Авдеев и др., 2001).

Логичное предположение о влиянии различных экологических (абиотических, биотических и антропогенных) факторов на условия воспроизводства, урожайность поколений, и, соответственно, промысловую биомассу основных пелагических рыб Охотского моря, к сожалению, не всегда может быть четко подтверждено. Определенную роль здесь играют как множественность влияния разных факторов, так и погрешности в организации сбора исследовательского материала, возникающие довольно часто по объективным причинам. Тем не менее, проведенный нами анализ позволил выявить ряд интересных закономерностей.

С учетом полученных ранее результатов о приоритетном влиянии на пелагические сообщества в дальневосточных морях климато-океанологических факторов (Шунтов и др., 2003), прежде всего, мы обратили внимание на такой абиотический фактор, как ледовитость, т. е. относительное покрытие акватории льдом в период максимального льдообразования (февраль–март). Наблюдениями фиксируются значительные колебания данного показателя по годам. Ледовитость во многом определяет относительно «теплый» или «холодный» гидрологический тип конкретного года (Фигуркин, 2006), что в свою очередь, находит взаимосвязь с продуктивностью зоопланктона (Афанасьев и др., 1994; Шунтов, 2001). Хотя при этом следует учитывать, что показатель ледовитости не всегда является достаточно надежным индикатором термодинамического состояния моря и довольно часто наблюдается многовариантная картина гидрологической изменчивости (Шунтов, 2001).

При рассмотрении влияния ледовитости на объемы вылова, урожайность поколений и сроки начала нерестовых подходов охотской и гижигинско-камчатской сельдей нами установлено (Смирнов, 2012*и*, 2013*м*), что межгодовые значения ледовитости, вылова, урожайности поколений и сроков начала нерестовых подходов достаточно переменчивы, однако данные, осредненные полиномиальными уравнениями 6 степени, показывают наличие определенной взаимосвязи между этими показателями.

Мы рассматривали вылов в I полугодии (зимовальная, преднерестовая и нерестовая сельдь), поскольку, в соответствии со спецификой промысла сельди, на вылов в нагульный период ледовитость акватории влияния практически не оказывает.

Для охотской сельди анализ показал отсутствие выраженной связи между ледовитостью и объемами ее вылова в I полугодии (рис. 20).

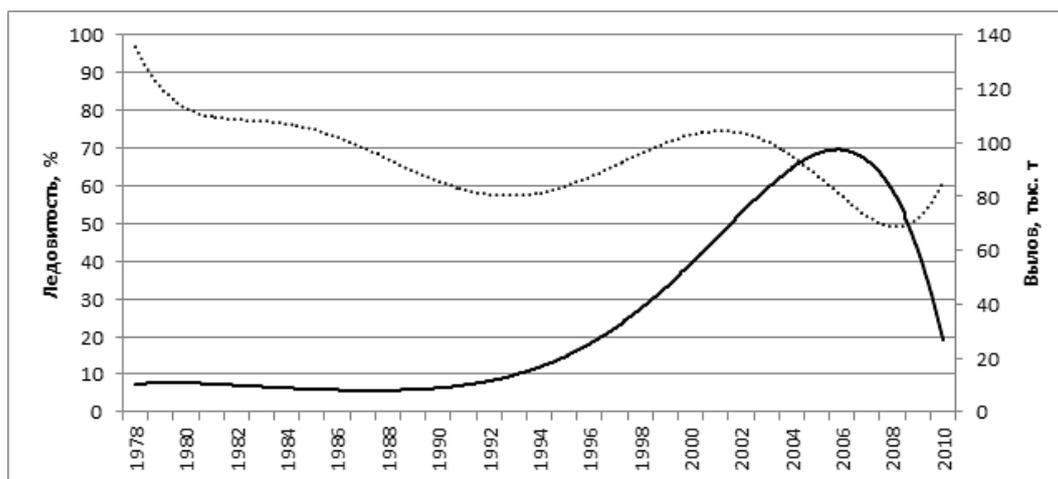


Рис. 20. Средняя (за февраль-март) ледовитость (%) Охотского моря (...) и вылов (—) охотской сельди в I полугодии

Если в середине 1980-х гг. отмечена слабая отрицательная связь между рассматриваемыми параметрами, то в 1998 и 2001 г., наоборот, увеличение ледовитости совпало с резким ростом вылова. В 2004 г. ледовитость Охотского моря уменьшилась до уровня ниже средне-многолетней, однако вылов в I полугодии увеличился (см. рис. 20). Следует отметить, что в текущем столетии на вылов охотской сельди в Северо-Охотоморской подзоне Охотского моря в январе–апреле в значительной степени влияли также причины организационного и экономического характера (изменения «Правила рыболовства...» и утвержденных ОДУ, требования рынка и т. п.). Вместе с тем, именно усиление ледовитости акватории Охотского моря привело к снижению в январе–апреле 2010 г. вылова охотской сельди в 3 раза, по сравнению со средне-многолетними объемами.

Рассматривая по годам динамику ледовитости и динамику вылова гижигинско-камчатской сельди, мы установили, что эти показатели в 1978–1991 гг. находились в обратной зависимости: с уменьшением площади ледового покрова вылов гижигинско-камчатской сельди увеличивался и наоборот, хотя в последующие годы связь не прослеживалась (рис. 21).

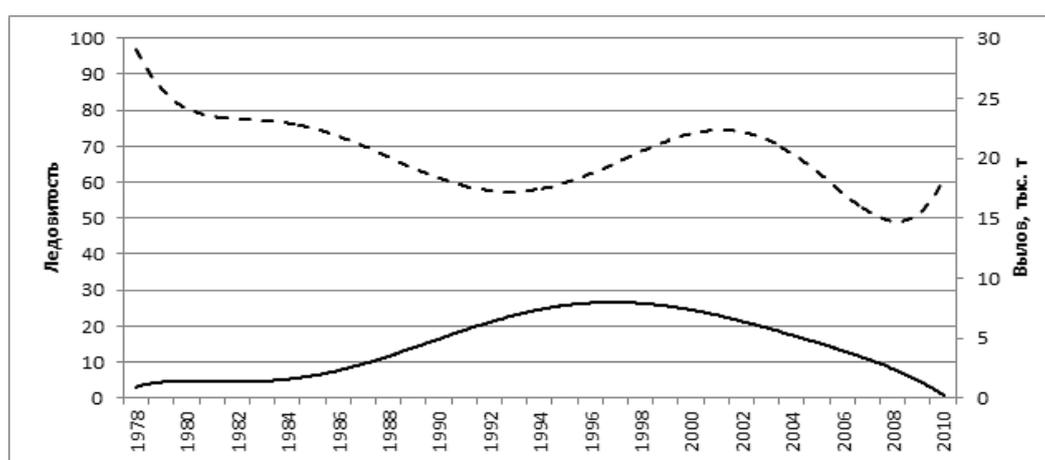


Рис. 21. Средняя (за февраль-март) ледовитость (%) Охотского моря (- - -) и вылов (—) гижигинско-камчатской сельди в I полугодии

Сельдь, обитающая в дальневосточных морях, характеризуется значительными колебаниями численности и биомассы отдельных стад. Это указывает на несомненное влияние абиотических факторов на воспроизводство и численность отдельных поколений.

Известно, что поколения рыб могут иметь различную численность. Обычно их делят на урожайные, т. е. имеющие высокую численность, неурожайные – с низкой численностью и среднеурожайные – имеющие промежуточное между крайними показателями значение.

Для охотской сельди зависимость численности поколений от ледовых условий в нерестовый период рассмотрел Б.В. Тюрнин, который, связав распределение льда по нерестилищам и численность родительского стада, выделил 4 типа нерестового ареала (Тюрнин, 1973б). По его данным, в 1950-х–начале 1970-х гг. урожайные поколения появлялись при размножении высокого по численности родительского стада и благоприятной ледовой обстановке в пределах всего ареала (I тип нерестового ареала). Урожайные поколения также появлялись при высокой численности производителей и блокировании льдами только восточной части ареала (III тип).

Неурожайные поколения появлялись в следующих случаях: при блокировании льдами одновременно западной и восточной частей нерестового ареала (II тип) – независимо от численности родительского стада, и при блокировании льдами западных нерестилищ (IV тип) – даже при высокой численности производителей.

Кроме того, независимо от типа нерестового ареала, размножение низкого по численности нерестового стада приводило к появлению неурожайных поколений.

Показано, что для сельди охотской популяции выживаемость молоди, определяющая общую урожайность поколения, зависит, в первую очередь, от ледовых условий в нерестовый и посленерестовый периоды (Поплаухин, Бобров, 1975, 1978; Бобров, 1982).

Ю.П. Завернин (1972) установил, что в годы раннего очищения от льда прибрежных районов урожайность охотской сельди возрастала. А.М. Панфилов (2003) показал, что снижение ледовитости акватории нерестового ареала приводит к увеличению темпов роста охотской сельди.

Р.К. Фархутдинов (2005а) в целом подтвердил выводы Б.В. Тюрнина (1973б) в отношении урожайности поколений охотской сельди в 1970–1990-х гг.

Условно присвоив всем высокоурожайным поколениям 3 балла, среднеурожайным – 2 балла, а низкоурожайным – 1 балл, мы рассмотрели зависимость их урожайности по годам рождений от средней ледовитости Охотского моря.

Для охотской сельди в период 1978–1991 гг. установлена отрицательная связь урожайности поколений с ледовитостью акватории Охотского моря в год их рождения, в последующие годы четкой зависимости не прослеживается (рис. 22). Несмотря на значительную протяженность нерестового ареала охотской сельди (более 1 тыс. км), на противоположных участках которого ледовые условия в нерестовый период в отдельные годы отличаются значительно, в целом увеличение продолжительности ледового периода приводило к формированию поколений пониженной численности. У гижигинско-камчатской сельди в 1978–2010 гг. эти показатели также находились в обратной зависимости: с увеличением площади ледового покрова количество урожайных поколений уменьшалось и наоборот (рис. 23).

Если сравнивать со средней ледовитостью Охотского моря по годам даты начала нерестовых подходов сельди, то у охотской сельди повышенная ледовитость приводит к более поздним срокам нерестового хода, что, в целом, отрицательно сказывается на воспроизводстве (Панфилов, 2009). Зависимость сроков начала нерестового хода охотской сельди от ледовитости в I полугодии показана на рис. 24.

У гижигинско-камчатской сельди на нерестилищах Гижигинской губы зал. Шелихова даты начала нерестовых подходов с 1984 г. также находились в прямой зависимости со средней ледовитостью Охотского моря: с уменьшением ледовитости сельдь на нерест подходила раньше и наоборот (рис. 25).

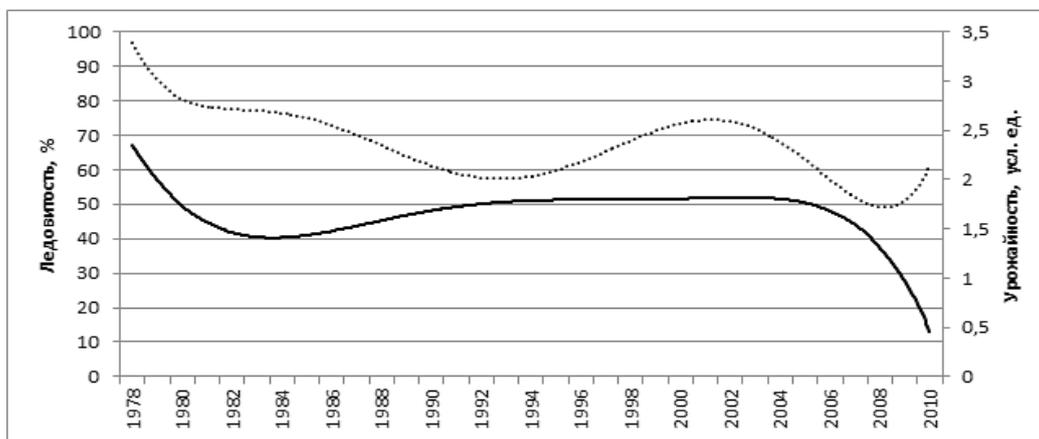


Рис. 22. Средняя (за февраль–март) ледовитость (%) Охотского моря (...) и урожайность поколений (–) охотской сельди

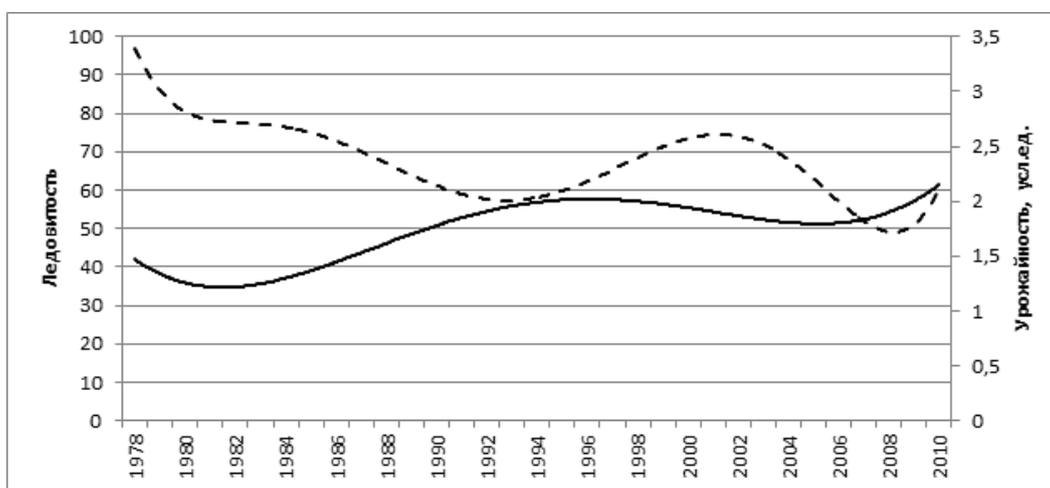


Рис. 23. Средняя (за февраль–март) ледовитость (%) Охотского моря (- -) и урожайность (–) поколений гижигинско-камчатской сельди

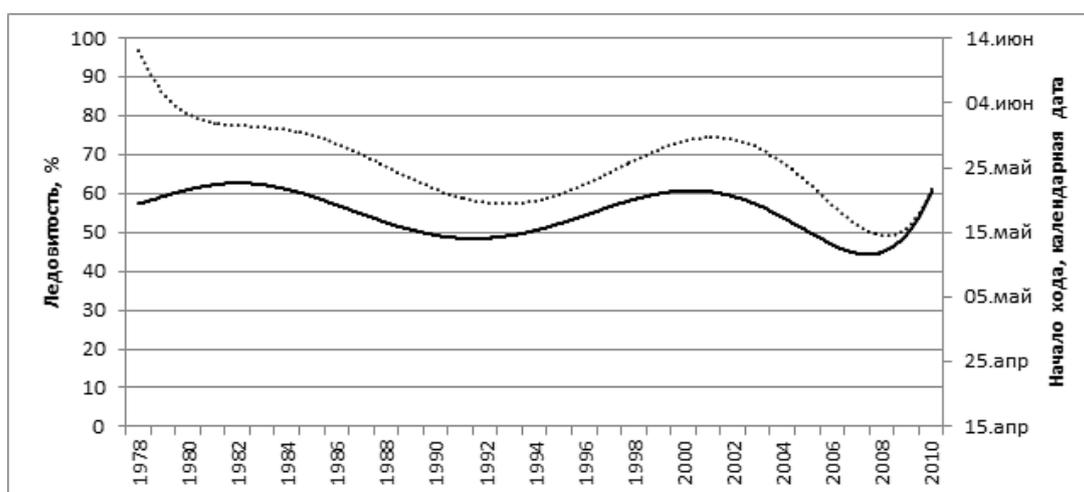


Рис. 24. Средняя (за февраль–март) ледовитость (%) Охотского моря (...) и сроки начала нерестовых подходов (–) охотской сельди

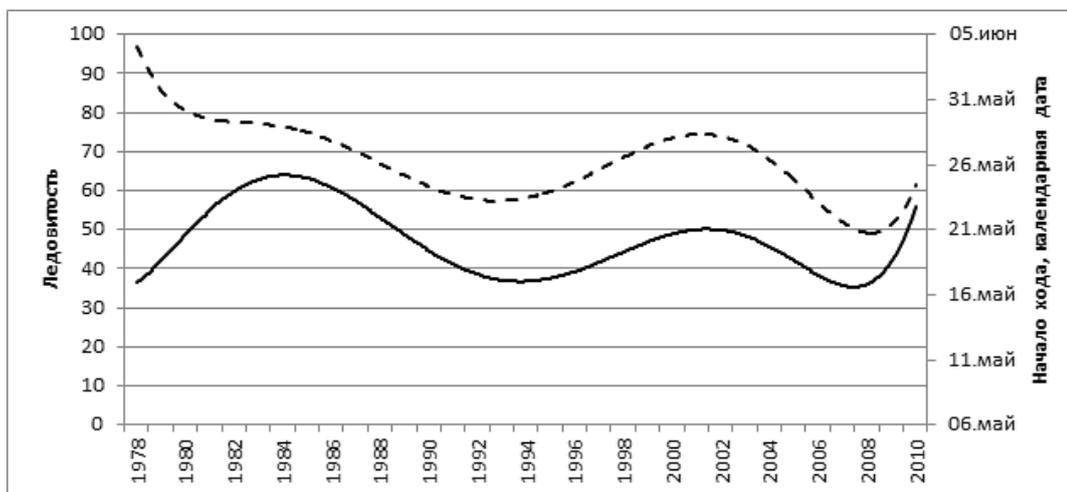


Рис. 25. Средняя (за февраль–март) ледовитость (%) Охотского моря (- - -) и сроки начала подходов гижигинско-камчатской сельди на нерест (-)

При сравнении урожайности североохотоморских сельдей и минтая, обитающего в северной части Охотского моря, нами установлено (Smirnov, 2012), что урожайность североохотоморского минтая и гижигинско-камчатской сельди находилась в обратной зависимости: в годы, когда появлялись высокоурожайные поколения у минтая, у гижигинско-камчатской сельди чаще были отмечены неурожайные поколения и наоборот. Тогда как динамика урожайности североохотоморского минтая и охотской сельди была прямо пропорциональной – в одни и те же годы формировались поколения одинаковой урожайности.

Видимо, формирование численности происходит при одних и тех же условиях у минтая и охотской сельди, а в зал. Шелихова, где расположены основные нерестилища гижигинско-камчатской сельди, условия формирования численности поколений значительно отличаются.

Кроме того, вероятно, различный характер зависимостей можно объяснить сильным прессом промысла у минтая и охотской сельди и слабым промысловым изъятием гижигинско-камчатской сельди.

По данным 1990-х–начала 2000-х гг., нами проанализированы нерестовые запасы сельди и минтая северной части Охотского моря (Smirnov et al., 2004).

Общеизвестно, что с начала 1990-х гг. в биоценозах Охотского моря происходили масштабные перестройки, вызванные изменением климато-океанологических условий. Они проанализированы в ряде работ, написанных большей частью В.П. Шунтовым с соавторами (1997, 1998). Отмечено ослабление водообмена через Курильские проливы и всех систем течений в море. В частности, уменьшилась мощность Западно-Камчатского течения, что, в свою очередь, привело к ослаблению круговоротов у входа в зал. Шелихова.

Эти явления способствовали увеличению выживаемости икры, личинок и сеголетков сельди, что, через появление урожайных поколений, привело к росту численности стад сельди. Одновременно произошло снижение запасов североохотоморского минтая.

Однако, уже в 2000 г. было отмечено резкое увеличение интенсивности водообмена, как в целом между Охотским морем и Тихим океаном, так и между северной и южной частями моря, путем усиления Западно-Камчатского течения.

С 2000 г. в освоении запасов гижигинско-камчатской сельди наметилась положительная тенденция – началось освоение ее нагульных скоплений в осенний период в смешанных скоплениях Притауйского района. Это произошло благодаря полученным ФГУП «Магадан-НИРО» результатам исследований состава смешанных скоплений, проводимых с 1999 г.

Работы по идентификации сельди в смешанных скоплениях показали, что доля гижигинско-камчатской сельди в них составляет не менее 20–25 %. Таким образом, промышленность получила в этом районе дополнительные объемы изъятия, а освоение ОДУ этой популяции сельди увеличилось с 5 до 20 %.

В общем, в силу относительно малого воздействия промысла на эту популяцию, по сравнению с охотской сельдью и североохотоморским минтаем, мы можем рассматривать динамику ее запаса, как модельную, для анализа в целях оценки влияния природных биотических и абиотических процессов на нерестовый запас, не принимая во внимание воздействие промысла.

При анализе динамики нерестового запаса, мы видим, что в начале 1990-х гг. он находился на среднем уровне. В 1993–1995 гг. наблюдалось некоторое локальное снижение запаса, что мы связываем с плохой выживаемостью конкретных поколений, родившихся в первые годы отмеченных климато-океанологических перестроек. Мы считаем, что восстановление и рост запасов гижигинско-камчатской популяции сельди, начиная с 1998 г., обусловлены, главным образом, изменившимся состоянием динамики вод.

Охотская сельдь – второй после минтая по численности и воздействию интенсивности промысла объект в Охотском море. Таким образом, при анализе динамики запасов этой популяции гораздо большее значение, чем в случае с гижигинско-камчатской популяцией, имеет фактор промысла и его регулирование.

Годы с 1989 по 1992, по нашему мнению, должны характеризоваться, как период с пониженным нерестовым запасом.

В то же время увеличение запаса охотской сельди, начиная с 1993 г. и особенно с 1996 по 2000 г., скорее всего, связано с резким падением численности североохотоморского минтая в эти годы. Здесь, очевидно, в большей степени повлияло ослабление межвидовой конкуренции сельди и североохотоморского минтая на разных (в первую очередь на ранних) этапах жизненного цикла в пределах шельфа, чем изменение динамики вод.

В 2001 г. нерестовый запас охотской популяции сельди снизился до уровня 1991 г., однако такое снижение мы в большей степени связываем с уменьшением в стаде (против среднемноголетнего) доли впервые нерестующих рыб. Это явление вызвано отставанием в развитии половых продуктов из-за неблагоприятных условий нагула и зимовки в 2000–2001 гг.

В рассматриваемый период (1990–2003 гг.) состояние североохотоморского минтая оценено как преддепрессивное, и было рекомендовано перейти на шадящий режим его эксплуатации.

Резкое снижение нерестового запаса североохотоморского минтая, произошедшее после 1994 г., по нашему мнению, связано с вступлением в нерестовый запас его нескольких неурожайных поколений, родившихся в период климато-океанологических перестроек начала 1990-х годов. Перелов 1995–1997 гг. еще более усугубил это снижение запасов.

Таким образом, наблюдается реальная сопряженность между изменениями нерестовых запасов охотской и гижигинско-камчатской сельдей, североохотоморского минтая, которая выражается не только в прямом взаимодействии между ними на ранних этапах жизненного цикла, но и опосредованно – через популяционный отклик на изменение различных параметров среды, как-то: вертикальной динамики вод, скорости и направлений течений, температуры различных слоев воды, ледовитости, количества и доступности кормовых организмов, межвидовой и внутривидовой конкуренции и других факторов. Выявление количественных характеристик сопряженности необходимо для более точного прогнозирования динамики запасов, а следовательно, и допустимых уловов.

У корфо-карагинской сельди и западноберинговоморского минтая тенденции численности годовых классов в долговременном аспекте также находятся в противофазе (Балыкин, 2009).

При рассмотрении численности нерестового запаса гижигинско-камчатской сельди и сроков начала ее массового нереста по годам, нами установлено (Смирнов, 2011б), что межгодовые значения – как сроков подходов, так и численности производителей, достаточно вариабельны, но сглаженные полиномиальным уравнением 6 степени:

$$y = 4E16x^6 - 2E12x^5 + 3E09x^4 - 2E06x^3 + 0,0004x^2 + 0,0137x + 12,223,$$

где y – численность нерестового запаса, x – дата начала массового нереста, материалы показывают наличие некоторой взаимосвязи ($R^2 = 0,63$) между численностью нерестового запаса и началом подходов сельди на нерест (рис. 26).

По нашим материалам видно, что до 1990 г. эта зависимость имела обратный характер: чем больше была численность производителей, тем раньше начинался нерест. Затем характер зависимости изменился и в период с 1992 по 2008 г. с ростом нерестового запаса начало нереста сдвигалось на более поздние сроки, причем с некоторой инерцией.

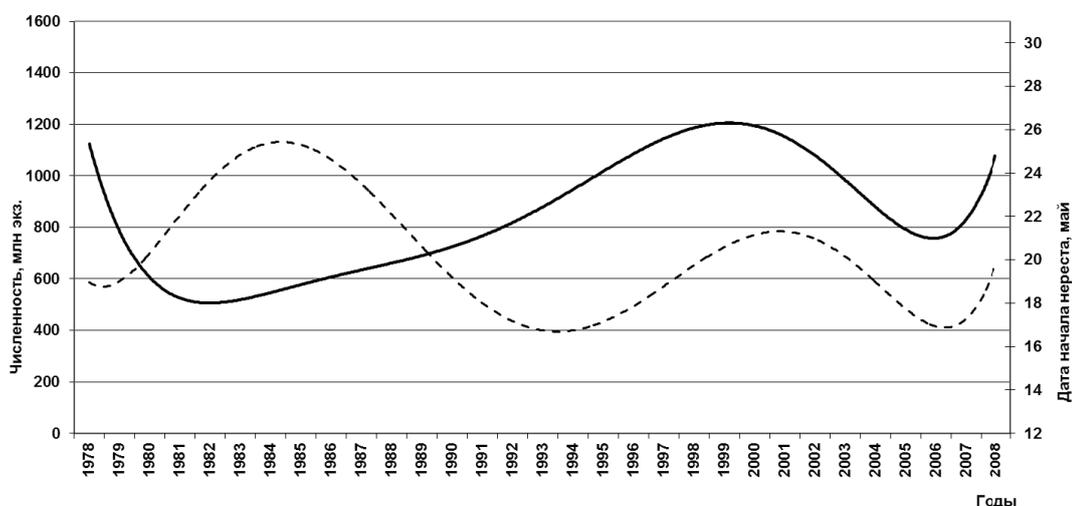


Рис 26. Изменения даты начала нереста гижигинско-камчатской сельди и численности ее нерестового запаса (– численность, млн. экз., --- дата начала нереста, число)

Рассматривая влияние ледовитости на вылов и урожайность поколений североохотоморского минтая, мы установили (Смирнов, 2011д), что линии тренда ледовитости и динамики вылова минтая в северной части Охотского моря (рис. 27) в 1978–2004 гг., выраженные полиномиальным уравнением 6 степени:

$$y = 6E15x^6 - 2E11x^5 + 2E08x^4 - 7E06x^3 + 0,0019x^2 - 0,2665x + 92,675, R^2 = 0,47$$

находились в обратной зависимости: с увеличением площади ледового покрова вылов минтая уменьшался и наоборот. Очевидно, что судам, производящим лов минтая, было затруднительно или невозможно работать во льдах и их выловы снижались.

Минтай, обитающий в дальневосточных морях, характеризуется значительными колебаниями численности и биомассы отдельных стад (Буслов, 2005). Это указывает не только на антропогенный фактор (пресс промысла), но и на несомненное влияние абиотических факторов на его воспроизводство и численность отдельных поколений.

Е.Е. Овсянников (2011) разделяет поколения минтая по урожайности на «сверхурожайные», «урожайные», «среднеурожайные», «неурожайные» и «низкоурожайные». За критерий урожайности им были приняты границы доверительных интервалов средней численности рассматриваемых поколений одного возраста.

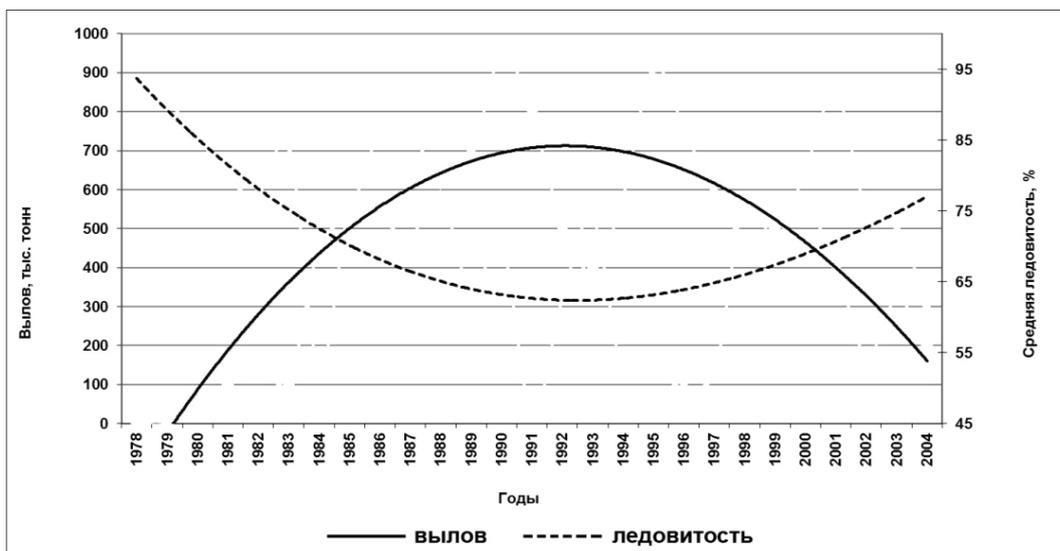


Рис. 27. Средняя (за февраль–март) ледовитость (%) Охотского моря (Фигуркин, 2006) и вылов минтая в его северной части (Фадеев, Веспестад, 2001; Охотоморский минтай (путинские прогнозы...))

С.Ю. Шершенков с соавторами (2009), использует три градации урожайности поколений минтая, основываясь на оценке численности особей в возрасте два года: высокоурожайные – свыше 7,31 млрд. особей, среднеурожайные – 3,93–7,31 млрд. особей, низкоурожайные – менее 3,93 млрд. особей.

Условно присвоив всем высокоурожайным поколениям североохотоморского минтая 3 балла, среднеурожайным – 2 балла, а низкоурожайным – 1 балл, рассмотрели зависимость урожайности по годам рождений от средней ледовитости Охотского моря, выраженной в процентах от его общей площади.

Межгодовые значения как ледовитости, так и урожайности поколений североохотоморского минтая достаточно вариабельны, но материалы показывают наличие некоторой взаимосвязи между этими показателями, причем до 1991 г. это была прямая зависимость, а в последующие годы – обратная (рис. 28).

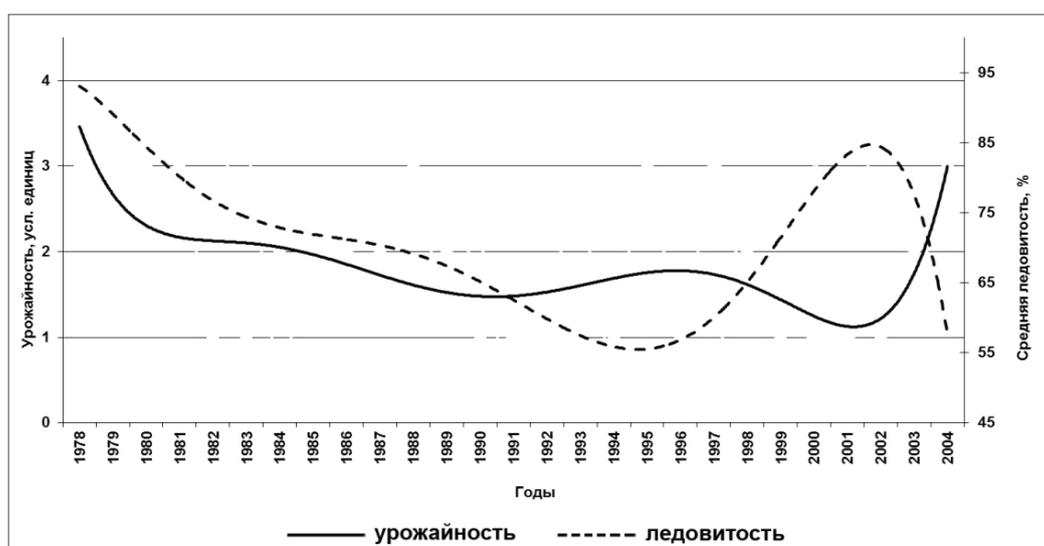


Рис. 28. Средняя (за февраль–март) ледовитость (%) Охотского моря (Фигуркин, 2006) и урожайность поколений минтая, обитающего в северной части Охотского моря (наши данные)

Из приведенного рисунка видно, что до 1991 г. уменьшение количества урожайных поколений шло параллельно со снижением средней ледовитости. Вероятно, этот парадокс можно объяснить тем, что в эти годы стремительно возрастал ежегодный вылов минтая. Таким образом, в этом случае в нересте участвовало меньше производителей, чем обычно. Следовательно, количество выметанной икры и, соответственно, численность особей этого года рождения, уменьшались.

С 1992 г. эта зависимость приобрела обратный характер: чем выше была ледовитость, тем меньше количество урожайных поколений и, наоборот. При этом годовой вылов минтая начал снижаться (см. рис. 27). Ранее было показано (Фигуркин, 2003), что в ледовитые зимы пониженный фон температуры приводит к постоянному увеличению доли особей, нерестящихся в «неблагоприятном» районе, к отсутствию высокоурожайных пополнений и к постепенному снижению численности минтая. Следовательно, в этот период (с 1992 г.) на появление урожайных поколений температура воды на нерестилищах влияла больше, чем численность производителей.

Таким образом, вылов минтая, обитающего в северной части Охотского моря, в 1978–2004 гг. имел прямую связь с ледовитостью этого района. Количество его урожайных поколений в северной части Охотского моря в 1978–1991 гг. убывало на фоне снижения средней ледовитости и роста ежегодного вылова. С 1992 г. эта зависимость приобрела обратный характер: чем выше была ледовитость, тем меньше отмечено урожайных поколений. Таким образом, ледовитость и интенсивность вылова, очевидно, являются важными факторами, определяющими динамику численности поколений минтая северной части Охотского моря (Смирнов, 2011d).

Исходя из проанализированных нами зависимостей между ледовитостью с одной стороны и выловом, урожайностью поколений гижигинско-камчатской и охотской сельди, а также минтая, можно предположить, что с 1991 г. в экосистеме Охотского моря произошли определенные кардинальные изменения, обусловившие смену трендов. Взаимосвязь между численностью нерестового запаса и началом подходов гижигинско-камчатской сельди на нерест также изменила характер с обратного на прямой в 1991 г. Вероятно, это связано с тем, что с 1991 г. уровень биомассы мелкой и средней фракций зоопланктона в Охотском море значительно снизился (Волков, 2008). Это явление, скорее всего, было вызвано изменениями климата и ледовитости.

Кроме того, возможно, что перестройка в экосистемах вызвана и изменениями в атмосферных и гидрологических процессах, как это показано для Японского моря (Дьяков, 2003). Такие изменения в атмосферной циркуляции и климате над Охотском морем наблюдались именно с 1990-х гг. (Шатилина, Анжина, 2008).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

От других популяций тихоокеанской сельди гижигинско-камчатская дифференцирована отличиями в показателях возрастного и размерно-вещного составов, темпа линейного роста, динамики численности, плодовитости, районами и сроками размножения, а также морфологическими и генетическими различиями, что позволяет рассматривать ее как самостоятельную устойчивую популяцию. Основной ареал ее обитания – зал. Шелихова, а в период высокой численности – вся восточная часть Охотского моря, а также Притауйский и Ионо-Кашеваровский районы.

Температура воды, при которой проходит нерест гижигинско-камчатской сельди, колеблется от 0,3 до 9,3 °С. Первыми на нерестилища подходят самые крупные особи, последними – мелкоразмерные, впервые созревшие рыбы. Колебания солености воды слабо влияют на развитие икры. Кладки икры располагаются на глубине от 0 до 10–11 м, с наибольшей концентрацией на 2–7 м. Продолжительность инкубационного периода в среднем составляет 14 дней. Нерестовым субстратом служит в основном водная растительность. Икра сельди максимально эффективно развивается на макрофитах, слоевища которых представляют собой шнуры или разветвленные кусты. Большая часть нерестилищ регулярно осушается за счет приливно-отливной деятельности, при этом продолжительное время икра находится вне воды и ее верхний слой погибает. До 15 % икры откладывается на грунт, где она, как правило, погибает.

Возраст рыб половозрелой части популяции в период проведенных наблюдений 1978–2010 гг., колебался от 3 до 16 лет, составив в среднем 8,1 года. Длина тела рыб (по Смитту) колебалась от 16 до 37 см, при среднем показателе 28,3 см. Доля мелкоразмерных особей возрастала в период восстановления популяции, а в период стабилизации снижалась. Количество рыб среднего размера, уменьшившись в период восстановления, в период стабилизации возросло. Доля крупноразмерных рыб в период стабилизации значительно снизилась, по сравнению с периодом депрессии. Средняя масса тела составила 246 г, при варьировании показателя от 35 до 585 г, и доминировании особей с массой тела от 121 до 320 г (79 %), модальной группой 201–220 г (10 %).

С возрастом и при низком уровне запаса в популяции гижигинско-камчатской сельди увеличивается доля самок. Массовое половое созревание происходит в 6 лет. У самок в период восстановления масса гонад увеличивалась, а в период стабилизации – снижалась. Средняя индивидуальная абсолютная плодовитость (ИАП) составила 46 тыс. икр., минимальная – 9 тыс. икр., максимальная – 123 тыс. икр. У рыб высокоурожайных поколений средняя ИАП была меньше, чем среднеурожайных и низкоурожайных. Популяционная плодовитость была минимальной в период низкого уровня запасов (12,06 трлн икр.) и максимальной в период его стабилизации и роста – 26,36 трлн икр.

В нагульный период в питании гижигинско-камчатской сельди в дневное время доминируют копеподы, в ночное – эвфаузииды. Производители продолжают питаться вплоть до начала нереста, что, по-видимому, связано с нехваткой энергетических ресурсов для завершения созревания гонад.

В период 1978–2010 гг. в популяции гижигинско-камчатской сельди отмечены три этапа, отличные по уровню запасов: 1978–1987 гг. – депрессия численности, вызванная наложением неблагоприятных для воспроизводства условий и чрезмерного антропогенного воздействия (перелова); 1988–1997 гг. – восстановление запасов; 1998–2010 гг. – стабилизация и рост запасов. Росту численности и биомассы популяции способствуют: изменение климатических (в сторону потепления) и связанных с этим океанологических условий северной части моря, слабое промысловое изъятие, появление урожайных (высокочисленных) поколений, расширение нерестовой части ареала.

Замедляют рост популяции гижигинско-камчатской сельди негативные факторы среды: неблагоприятные для нереста гидрологические и метеорологические условия, сопряженные с предшествующими холодными зимами; периодическое ухудшение кормовых условий в северо-восточной части Охотского моря; хищничество со стороны других рыб и морских млекопитающих; возрастающая плотность популяции, приводящая к снижению темпов роста и массы тела рыб по возрастным группам; откладывание части икры на грунт и связанная с этим ее гибель; появление неурожайных поколений, вызываемое поздним очищением ото льда районов нереста и повышенной солнечной активностью.

Сроки начала нереста гижигинско-камчатской сельди и условия воспроизводства, оказывающие влияние на урожайность поколений, связаны с датой очищения акватории ото льда в районе нерестилищ. Ледовитость северной части Охотского моря и биомасса североохотоморских сельдей в исследуемый период имели обратную взаимосвязь.

Сельдь разных североохотоморских популяционных группировок (гижигинско-камчатская, охотская, тауйская) отличаются по составу паразитофауны, а нагульные скопления в осенний период имеют смешанный характер, так как у них присутствуют паразиты, отмеченные на нерестилищах у рыб всех североохотоморских группировок.

Интенсивный морской промысел гижигинско-камчатской сельди в сочетании с неблагоприятными факторами среды привели к депрессии численности популяции. Снижение доли промыслового изъятия и улучшение абиотических факторов способствовали восстановлению ее численности и биомассы, что позволило рекомендовать увеличение доли промыслового изъятия с 2–3 % в период депрессии до 20,7 % в настоящее время.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

Авдеев Г.В. Основные черты динамики численности минтая северной части Охотского моря в 90-е гг. / Г.В. Авдеев, А.В. Смирнов, С.Л. Фронек // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2001. – Т. 128. – С. 207–221.

Алтухов Ю.П. Популяционная генетика рыб / Ю.П. Алтухов. – М. : Пищ. пром-сть. – 1974. – 247 с.

Алтухов Ю.П. Популяционные системы и их структурные компоненты, генетическая стабильность и изменчивость / Ю.П. Алтухов, Ю.Г. Рычков // Журн. общей биологии – М., 1970. – Т. 31. – № 5. – С. 507–526.

Амброз А.И. Данные по биологии сельди залива Петра Великого / А.И. Амброз // Рыбное хоз-во Дальнего Востока. – 1929. – № 1. – С. 32–34.

Амброз А.И. Характеристика уловов сельди в зал. Де-Кастри за 1929 год / А.И. Амброз // Рыб. хоз-во Дальнего Востока. – 1930. – № 7–8. – С. 8–13.

Амброз А.И. Сельдь залива Петра Великого / А.И. Амброз // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1931. – Т. 6. – С. 81–83.

Андреев В.Л. Результаты мечения сельди в заливе Ныйво / В.Л. Андреев // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1968. – Т. 65. – С. 257–258.

Андреева Е.Н. Видовой состав, распределение и особенности питания личинок и мальков рыб в Охотском море в октябре–декабре 2007 г. / Е.Н. Андреева, М.А. Шебанова // Вопр. ихтиологии. – М., 2010. – Т. 50. – № 1. – С. 109–119.

Андряшев А.П. Аннотированный список рыбообразных и рыб морей Арктики и сопредельных вод / А.П. Андряшев, Н.В. Чернова // Вопр. ихтиологии. – М., 1994. – Т. 34. – № 4. – С. 435–456.

Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне-и осеннерестующей салаки / Л.Е. Анохина. – М. : Наука, 1969. – 291 с.

Аржанова Н.В. Гидрохимическая структура, мезомасштабные вихри и первичная продукция в северной части Охотского моря / Н.В. Аржанова, И.А. Налетова // Океанология. – М., 1999. – Т. 39, № 5. – С. 741–749.

Арсеньев В.К. Гижигинский промысловый район / В.К. Арсеньев // Экономическая жизнь Дальнего Востока. – 1925. – № 5. – С. 17–37.

Асеева Н.Л. Особенности зараженности тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) личинками нематод в Охотском море / Н.Л. Асеева, А.А. Смирнов // Теоретические и практические проблемы паразитологии : материалы Междунар. науч. конф. (30 нояб.–3 дек. 2010 г., Москва) / Центр паразитологии ин-та проблем экологии и эволюции РАН [и др.]. – М., 2010. – С. 37–40.

Асеева Н.Л. Зараженность тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) личинками нематод *Anisakis* в Охотском море / Н.Л. Асеева, А.А. Смирнов, А.С. Сергеев, Л.В. Овчаренко // Материалы V Всероссийской конференции с международным участием по теоретической и морской паразитологии (23–27 апреля 2012 г., Светлогорск, Калининградская обл.) / Паразитол. о-во при Рос. акад. наук, Зоол. ин-т Рос. акад. наук, ФГУП «Атлант. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии» (ФГУП «АтлантНИРО»); под ред. Ч.М. Нигматуллина. – Калининград, 2012. – С. 25–26.

Асеева Н.Л. Паразитофауна тихоокеанской сельди северной части Охотского моря / Н.Л. Асеева, З.И. Мотора, С.В. Лобода // Вопр. рыболовства. – М., 2013. – Т. 14. – № 1 (53) – С. 130–136.

Асеева Н.Л. Паразитофауна тихоокеанских сельдей, обитающих в северной части Охотского моря / Н.Л. Асеева, А.А. Смирнов // Чтения памяти академика К.В. Симакова : материалы докл. Всерос. науч. конф. (Магадан, 26–28 нояб. 2013 г.) / Сев.-Вост. науч. центр ДВО РАН ; [отв. ред. И.А. Черешнев]. – Магадан, 2013. – С. 116–118.

Афанасьев Н.Н. Условия формирования, структура распределения кормовой базы молоди лососевых рыб в Тауйской губе Охотского моря / Н.Н. Афанасьев, В.И. Михайлов, Б.П. Чевризов, А.Н. Карасев // Сб. науч. трудов Гос. науч.-исслед. ин-та озер. и реч. рыб. хоз-ва. – Л., 1994. – Вып. 308. – С. 25–41.

Аюшин Б.Н. Весенняя сельдь северо-западной части Охотского моря / Б.Н. Аюшин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1947. – Т. 25. – С. 3–30.

Аюшин Б.Н. Некоторые данные о нагульной сельди северной части Охотского моря / Б.Н. Аюшин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1951. – Т. 35. – С. 81–86.

Аюшин Б.Н. Разведка сельди в северной части Охотского моря / Б.Н. Аюшин. – Владивосток : Приморское кн. изд-во, 1954. – С. 16–26.

Аюшин Б.Н. Разведка сельди в северной части Охотского моря / Б.Н. Аюшин. – Владивосток : Приморское кн. изд-во. – 1956. – 51 с.

Балыкин П.А. Урожайность поколений рыб Берингова моря в связи с декадными сменами климато-океанологического режима / П.А. Балыкин // Тез. докл. X Всерос. конф. по проблемам рыбопромыслового прогнозирования (Мурманск, 6–8 октября 2009 г.). – Мурманск, 2009. – С. 28–30.

Балыкин П.А. Численность поколений некоторых рыб юго-западной части Берингова моря в связи с экологией нереста / П.А. Балыкин, А.В. Буслов // Тез. докл. VIII междунар. конф. по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных (Светлогорск, Калининградская обл., 19–23 апреля 2010 г.). – Калининград, 2010. – С. 11–12.

Балыкин П.А. Межвидовые отношения гидробионтов как фактор динамики численности / П.А. Балыкин, А.О. Золотов // Исследования водных биологических ресурсов Камчат-ки и северо-западной части Тихого океана : сб. науч. трудов Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – Петропавловск-Камчатский, 2010. – Вып. 17. – С. 24–29.

Баранов Ф.И. Избранные труды: в 4 т. Т. 3. Теория рыболовства / Ф.И. Баранов. – М. : Пищ. пром-сть, 1971. – 304 с.

Бацаев И.Д. История развития рыбных промыслов и рыбной промышленности Притауйского района Магаданской области / И.Д. Бацаев // Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. – Владивосток, 2006. – С. 204–225.

Безумов К.Я. Промысловые рыбы Магаданской области / К.Я. Безумов ; Отдел технической информации. – Магадан, 1959. – 39 с.

Белова Н.В. Состояние воспроизводительной системы самцов белого (*Hypophthalmichthys molitrix*) и пестрого (*Aristichthys nobilis*) толстолобиков в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС в послеаварийный период / Н.В. Белова, Н.Г. Емельянова, А.П. Макеева и др. // Проблемы репродуктивной биологии в трудах профессора С.И. Кулаева и его последователей. – М., 1998. – С. 298–304.

Белый М.Н. Водоросли // Структура, состояние запасов и перспективы промысла объектов в прибрежье северной части Охотского моря по результатам исследований МагаданНИРО в рамках «Программы комплексных исследований биологических ресурсов прибрежных вод Дальневосточных морей, разработка методов их рациональной эксплуатации и переработки на период 2002–2006 гг. : отчет // Архив МагаданНИРО. – Магадан, 2007. – С. 272–303. – № 002701.

Белый М.Н. Некоторые особенности использования нерестовых субстратов сельдью в северной части Охотского моря / М.Н. Белый // Вопр. рыболовства. – Т. 9. – № 2 (34). – 2008а. – С. 355–372.

Белый М.Н. Некоторые особенности распределения икры сельди на поверхности нерестовых субстратов / М.Н. Белый // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2008б. – Т. 153. – С. 243–253.

Белый М.Н. К методике проведения обследований нерестилищ сельди в северной части Охотского моря / М.Н. Белый // Сб. науч. трудов Камчат. науч.-исслед. ин-та рыб. хоз-ва и океанографии. – Петропавловск-Камчатский, 2009. – Вып. 15. – С. 50–61.

Белый М.Н. Видовой состав, особенности распределения водорослей-макрофитов в северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата в районах размножения сельди: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Магадан, 2011. – 18 с.

Белый М.Н. Водоросли-макрофиты северной части Охотского моря и их значение как нерестового субстрата сельди / М.Н. Белый. – Магадан : Новая типография, 2013. – 194 с.

Бенко Ю.К. Выживание эмбрионов охотской сельди в многослойных кладках икры на искусственных нерестилищах / Ю.К. Бенко, Ю.Н. Богаткин // Тезисы докладов IV Всесоюзного совещания по научно-технической проблеме марикультуры / ТИНРО. – Владивосток, 1983. – С. 35–36.

Бердичевский Л.С. История развития и современное состояние теории динамики популяций рыб / Л.С. Бердичевский, Т.Ф. Дементьева, Б.Г. Иоганзен, Е.А. Криксунов, Т.С. Расс // Биологические ресурсы гидросферы и их использование. Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. – М. : Наука, 1985. – С. 12–28.

Беспрозванных В.В. Природноочаговые гельминтозы человека в Приморском крае / В.В. Беспрозванных, А.В. Ермоленко. – Владивосток : Дальнаука, 2005. – 120 с.

Бигон М. Экология. Особи популяции и сообщества: в 2 т. / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд. – М. : Мир, 1989. – 477 с.

Бирман И.Б. О колебаниях численности сельди и лососей в водах западного побережья Камчатки / И.Б. Бирман // Вопр. географии Камчатки. – 1967. – Вып. 5. – С. 110–116.

Бирман И.Б. Гелиогидробиологические связи как основа для долгосрочного прогнозирования запасов промысловых рыб (на примере лососей и сельди) / И.Б. Бирман // Вопр. ихтиологии. – М., 1973. – Т. 13. – Вып. 1. – С. 23–37.

Бобров В.А. Влияние цикличности океанологических процессов на воспроизводство сельди / В.А. Бобров // Тезисы докладов 2-го Всесоюзного конгресса океанологов. – 1982. – Вып. 5. – Ч. 2. – С. 57.

Бобров В.А. Влияние фоновых условий на воспроизводство охотской сельди / В.А. Бобров, В.Д. Жарникова // Тезисы докладов 2-й Всесоюзной конференции по морской биологии. – Владивосток, 1982. – С. 9–10.

Бобаевский В.Т. Жирующая сельдь прибрежных вод юго-западного Сахалина / В.Т. Бобаевский // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1951. – Т. 34. – С. 5–24.

Богданов Г.А. Тихоокеанская треска. Вопросы биологии и запасы / Г.А. Богданов. – М. : ИПФ «Сашко», 2006. – 136 с.

Богданов Г.А. О возможных перспективах промысла дальневосточных сельдей / Г.А. Богданов // Вопр. рыболовства. – М., 2009. – № 1 (37) – Т. 10. – С. 116–126.

Богданов Г.А. Справочные материалы по росту рыб: Сельдевые и миктофиды / Г.А. Богданов, А.А. Яржомбек. – М., 2002. – 96 с.

Бондаренко М.В. Нерестовый запас, пополнение и условия формирования численности поколений норвежской весенне-нерестующей сельди в 1907–1999 гг. / М.В. Бондаренко, Б.Н. Котенев, А.Д. Морозов, В.П. Серебряков // Вопр. рыболовства. – М., 2008. – Т. 9. – №3(35). – С. 560–585.

Бонк А.А. Особенности осенне-зимнего распределения сельди в западной части Берингова моря в условиях подъема численности / А.А. Бонк // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки : тез. докл. 2-й областной науч.-практ. конф. – Петропавловск-Камчатский, 2000. – С. 34–35.

Бонк А.А. Выедание икры корфо-карагинской сельди некоторыми видами птиц / А.А. Бонк // Биология и охрана птиц Камчатки. – Петропавловск-Камчатский, 2004а. – Вып. 6. – С. 106–107.

Бонк А.А. Влияние некоторых биотических и абиотических факторов на выживание корфо-карагинской сельди в период раннего онтогенеза: дис. ... канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский, 2004б. – 133 с.

Бонк А.А. Изменение биологических показателей корфо-карагинской сельди в зависимости от уровня нерестового запаса / А.А. Бонк, Н.И. Науменко // Первый конгресс ихтиологов: тез. докл. (Астрахань, сентябрь 1997 г.) / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии. – М., 1997. – С. 59–60.

Бочков Ю.А. Солнечная активность и динамика численности сельди / Ю.А. Бочков, А.С. Селиверстов // Рыбное хоз-во. – М., 1978. – № 1. – С. 17–20.

Бродский К.А. Веслоногие рачки *Calanoida* Дальневосточных морей СССР и полярного бассейна / К.А. Бродский. – Л. : Изд-во АН СССР, 1950. – 213 с.

Бурканов В.Н. Краткие результаты учетов сивуча (*Eumetopias juatus*) в водах России в 2006–2007 гг. / В.Н. Бурканов, А.В. Алтухов, Р. Андрюс и др. // Морские млекопитающие Голарктики. – Одесса : Астропринт, 2008. – С. 116–122.

Бурков В.А. Общая циркуляция Мирового океана / В.А. Бурков. – Л. : Гидрометеиздат, 1980. – 254 с.

Бурлак Ф.А. Изменения биологических показателей тихоокеанской сельди Северо-Охотоморской подзоны в декабре 2012 г. в зависимости от пищевой активности / Ф.А. Бурлак, А.А. Смирнов // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование: материалы IV Всерос. науч.-практ. конф. – Петропавловск-Камчатский, 2013. – С. 136–138.

Буслов А.В. Рост минтая и размерно-возрастная структура его популяций / А.В. Буслов. – Петропавловск-Камчатский : Изд. КамчатНИРО, 2005. – 224 с.

Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению / И.Е. Быховская-Павловская. – Л. : Наука, 1985. – 121 с.

Вакатов А.В. Состав, структура и динамика зоопланктонного сообщества Тауйской губы Охотского моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Казань, 2008. – 27 с.

Вакатов А.В. Питание сельди Арманского побережья Тауйской губы в мае-июне 2005 года / А.В. Вакатов, Е.В. Кашенко // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей: материалы VI науч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 29–30 ноября 2005). – Петропавловск-Камчатский, 2005. – С. 233–236.

Вакатов А.В. Значение зоопланктона в питании промысловых рыб в Притауйском районе Охотского моря / А.В. Вакатов, А.А. Смирнов, Р.М. Сабиров // Уч. записки Казан. гос. ун-та. – Казань, 2009. – Т. 151. – Кн. 2. – С. 280–286.

Ваняев Н.А. Новый этап в развитии рыбной промышленности Камчатки / Н.А. Ваняев // Рыбное хоз-во. – Владивосток, 1958. – № 3. – С. 67–70.

Варварин И.А. Жирующая сельдь южной части Татарского пролива / И.А. Варварин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1946. – Т. 22. – С. 3–34.

Васнецов В.В. Этапы развития костистых рыб / В.В. Васнецов // Очерки по общим вопросам ихтиологии. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1953. – С. 207–217.

Васильева О.В. Плодовитость гижигинско-камчатской сельди в 2000–2001 гг. / О.В. Васильева, А.А. Смирнов // Тезисы докладов на V региональной конференции по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии студентов, аспирантов и молодых ученых Дальнего Востока России. – Владивосток, 2002. – С. 19.

Веденский А.П. Наблюдения над поведением сельди в Татарском проливе / А.П. Веденский // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1957. – Т. 45. – С. 17–28.

Верхунов В.В. Развитие представлений о крупномасштабной циркуляции моря / В.В. Верхунов; под ред. В.В. Сапожникова // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря / ВНИРО. – М., 1997 – С. 8–19.

Вдовин А.Н. Многолетняя динамика некоторых параметров популяции тихоокеанской сельди залива Петра Великого *Clupea pallasii* (Clupeidae) (Японское море) / А.Н. Вдовин, Л.А. Черноиванова // Вопр. ихтиологии. – М., 2006. – Т. 46. – № 1. – С. 54–61.

Владимиров В.И. Критические периоды развития рыб / В.И. Владимиров // Вопр. ихтиологии. – М., 1975. – Т. 15. – Вып. 6 (95). – С. 303–305.

Владимиров А.В. Распределение и численность серых китов охото-корейской популяции в прибрежных водах северо-восточного Сахалина в 2005 г. / А.В. Владимиров, В.А. Владимиров, В.П. Стародымов и др. // Морские млекопитающие Голарктики. – Санкт-Петербург, 2006. – С. 135–140.

Волков А.Ф. Зоопланктон эпипелагиали дальневосточных морей: состав сообществ, межгодовая динамика, значение в питании nekтона: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Владивосток, 1996. – 70 с.

Волков А.Ф. Среднегодовое и сезонные характеристики зоопланктона Охотского и Берингова морей и СЗТО (межгодовые и сезонные значения биомассы, доминирование) / А.Ф. Волков // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2008. – Т. 152. – С. 253–270.

Воробьев П.В. Особенности миграций различных возрастных групп сельди в северной части Охотского моря в 1998–2000 г. / П.В. Воробьев // Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в мировом океане: материалы Всерос. конф. – М., 2001. – С. 47–48.

Вышегородцев В.А. Поведение и распределение охотской сельди в зависимости от температурных условий осенне-зимнего периода 1970 г. / В.А. Вышегородцев // Известия ТИНРО. – Владивосток, **Вышегородцев В.А.** Особенности обикрения нерестового субстрата гижигинско-камчатской сельди / В.А. Вышегородцев // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1994а. – Т. 115. – С. 137–141.

Вышегородцев В.А. Поиск предзимовальных скоплений гижигинско-камчатской сельди / В.А. Вышегородцев // Рыбное хоз-во. – М., 1994б. – № 6. – С. 24–25.

Вышегородцев В.А. О размножении гижигинско-камчатской сельди / В.А. Вышегородцев // Первый конгресс ихтиологов России: тез. докл. (Астрахань, сентябрь, 1997). – Астрахань : ВНИРО, 1997. – С. 143–144.

Гаврилов Г.М. Сельдь дальневосточных морей России / Г.М. Гаврилов, В.З. Болдырев // Вопр. рыболов. – М., 2000. – № 2–3. – Т. 1. – С. 89–91.

Гайл Г.И. Промысловые водоросли Сахалина и Курильской гряды / Г.И. Гайл. – Владивосток : Примиздат, 1949. – 88 с.

Галкина Л.А. Влияние солености на сперму, икру и личинок охотской сельди / Л.А. Галкина // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1957. – Т. 46. – С. 3–40.

Галкина Л.А. О влиянии ставных неводов на воспроизводство охотской сельди / Л.А. Галкина // Рыбное хоз-во. – М., 1958. – № 1. – С. 23–25.

Галкина Л.А. О размножении сельди Гижигинской губы / Л.А. Галкина // Известия ТИНРО. – Владивосток, **Галкина Л.А.** Явления дегенерации половых клеток у тихоокеанской сельди / Л.А. Галкина // ДАН СССР. – 1959б. – Т. 126. – № 2. – С. 404–405.

Галкина Л.А. Размножение и развитие охотской сельди / Л.А. Галкина // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1960. – Т. 46. – С. 3–40.

Галкина Л.А. Особенности размножения и ранних этапов развития сельди в северных районах Охотского моря / Л.А. Галкина // Пробл. Севера. – 1961. – Вып. 4. – С. 108–120.

Галкина Л.А. Морфологический анализ развития икры тихоокеанской сельди в связи с вопросами динамики численности / Л.А. Галкина // Тез. докл. на IV совещ. эмбриол. – Л., 1963. – С. 39–40.

Гладышев С.В. Межгодовая изменчивость скорости формирования осолоненных вод в полыньях Охотского моря и их влияние на гидрохимическую структуру шельфа / С.В. Гладышев, Н.В. Аржанова, И.А. Налетова, В.В. Сапожников // *Океанология*. – М., 1998. – Т. 38. – № 6. – С. 857–862.

Горбатенко К.М. Сезонные аспекты вертикального распределения зоопланктона в Охотском море / К.М. Горбатенко // *Известия ТИНРО*. – Владивосток, 1996. – Т. 119. – С. 88–119.

Горбатенко К.М. Состав, структура и динамика планктона Охотского моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1997. – 23 с.

Горбатенко К.М. Особенности питания разноразмерных личинок минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas, 1814) на западнокамчатском шельфе / К.М. Горбатенко, А.Ю. Мерзляков, С.Ю. Шершенков // *Биол. моря*. – Владивосток, 2004а. – Т. 30. – С. 131–133.

Горбатенко К.М. Распределение, питание и некоторые физиологические показатели тихоокеанской сельди гижигинского и охотского стад в северной части Охотского моря в весенний период / К.М. Горбатенко, А.Е. Лаженцев, С.В. Лобода // *Биол. моря*. – Владивосток, 2004б. – Т. 30. – С. 352–358.

Горбатенко К.М. Распределение, питание и некоторые биохимические показатели тихоокеанской сельди северной части Охотского моря на разных этапах онтогенеза / К.М. Горбатенко, И.В. Мельников, А.Е. Лаженцев, А.М. Павловский // *Известия ТИНРО*. – Владивосток, 2010. – Т. 162. – С. 77–91.

Горбачев В.В. Молекулярно-генетические параметры тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii Valenciennes, 1847*) северной части Охотского моря / В.В. Горбачев // *Идеи, гипотезы, поиск...* [сб. ст. по материалам XVII науч. конф. аспирантов, соискателей и молодых исследователей СВГУ]. Магадан, 2010. – Магадан : СВГУ, 2010. – Вып. 17. – С. 98–100.

Горбачев В.В. Миграции как причина генетической однородности тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) Охотского моря / В.В. Горбачев // *Вавиловский журнал генетики и селекции*. – 2012. – Т. 16. – № 4/2. – С. 914–921.

Гордеев В.Д. Предварительные результаты поисков зимней сельди в заливе Анива / В.Д. Гордеев // *Изв. ТИНРО*. – 1955. – Т. 43. – С. 345–347.

Гриценко О.Ф. Экология размножения сельди Ныйского зала (Сахалин) / О.Ф. Гриценко, Н.И. Шилин // *Биол. моря*. – 1979. – № 1. – С. 58–65.

Грузевич А.К. Мезомасштабные вихри над шельфом и материковым склоном и их влияние на формирование гидрохимической структуры Охотского моря / А.К. Грузевич, Н.В. Аржанова, В.В. Сапожников // *Комплекс. исслед. экосист. Охотского моря*. – М. : ВНИРО. – 1997. – С. 79–86.

Гурьева В.Д. Некоторые данные по питанию молоди сельди и составу планктона в северо-западной части Охотского моря / В.Д. Гурьева // *Изв. ТИНРО*. – 1973. – Т. 86. – С. 34–38.

Гурьева В.Д. Питание и пищевые взаимоотношения молоди сельди, минтая, наваги и песчанки, обитающих в северо-западной части Охотского моря / В.Д. Гурьева // *Биологические ресурсы морей Дальнего Востока: тез. докл. Всесоюз. совещания (октябрь 2009 г.) / ТИНРО*. – Владивосток, 1975. – С. 21–23.

Гурьянова Е.Ф. Бокоплавы северной части Тихого океана / Е.Ф. Гурьянова. – М. : Изд-во АН СССР. – 1962. – Ч 1. – 440 с.

Давыдов И.В. К вопросу об океанологических основах формирования урожайности отдельных поколений сельди западной части Берингова моря / И.В. Давыдов // *Известия ТИНРО*. – Владивосток, 1972. – Т. 82. – С. 281–307.

Давыдов И.В. К изучению солнечно-обусловленных колебаний повторяемости типов атмосферной циркуляции / И.В. Давыдов // *Изв. ТИНРО*. – 1975а. – Т. 96. – С. 19–32.

Давыдов И.В. Режим вод западно-камчатского шельфа и некоторые особенности поведения и воспроизводства промысловых рыб / И.В. Давыдов // *Известия ТИНРО*. – Владивосток, 1975б. – Т. 97. – С. 63–81.

Давыдов И.В. Некоторые черты атмосферной циркуляции над северо-западной частью Тихого океана в связи с режимом вод на Камчатском шельфе / И.В. Давыдов // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1975в. – Т. 97. – С. 157–171.

Дарда М.А. О распределении личинок и сеголетков сельди у юго-западного побережья Сахалина / М.А. Дарда // Сб. работ по биологии, технике рыболовства и технологии – Южно-Сахалинск, 1960. – Вып. 1. – С. 15–26.

Дарницкий В.Б. Климатическая вихревая структура течений Охотского моря в летний период / В.Б. Дарницкий, В.А. Лучин // Тез. докл. 9-й конф. по промысл. океанограф. – М. : Межвед. ихтиол. комитет. –1993. – С. 199–203.

Дарницкий В.Б. Особенности горизонтальной структуры климатических течений Охотского моря с месячной дискретностью / В.Б. Дарницкий, В.А. Лучин // Комплекс. исслед. экосист. Охотского моря / ВНИРО. – М., 1997. – С. 19–25.

Дементьева Т.Ф. Причины колебаний урожайности дальневосточных сельдей / Т.Ф. Дементьева // Рыбное хоз-во. – М., 1968. – № 4. – С. 7–11.

Дехник Т.В. Значение ранних стадий развития рыб в формировании численности поколений / Т.В. Дехник, В.П. Серебряков, С.Г. Соин // Биологические ресурсы гидросферы и их использование. Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. – М. : Наука, 1985. – С. 56–72.

Дмитриев Н.А. Биология и промысел сельди в Белом море / Н.А. Дмитриев. – М. : Пищепромиздат, 1946. – 88 с.

Донец З.С. О методах исследования *Myxosporidia* (Protozoa, Cnidosporidia) // Паразитология / З.С. Донец, С.С. Шульман. – 1973. – Т. 7. – Вып. 2. – С. 191–193.

Дружинин А.Д. Материалы по биологии анивской сельди / А.Д. Дружинин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1957. – Т. 44. – С. 13–38.

Дружинин А.Д. Миграция сельди в водах Сахалина по данным опытов мечения 1956–1958 гг. / А.Д. Дружинин // Рыбное хоз-во. – М., 1959. – № 9. – С. 17–22.

Дружинин А.Д. Результаты мечения сельди в водах Сахалина / А.Д. Дружинин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1963. – Т. 49. – С. 65–94.

Дружинин А.Д. Материалы по биологии нагульной сельди (*Clupea harengus palassi* Val.) в водах Сахалина / А.Д. Дружинин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1964. – Т. 55. – С. 3–37.

Дьяков Б.С. О возможной зависимости динамики уловов промысловых рыб и тихоокеанского кальмара в Японском море от атмосферных и гидрологических процессов / Б.С. Дьяков // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2003. – Т. 135. – С. 244–265.

Душкина Л.А. Биология морских сельдей в раннем онтогенезе / Л.А. Душкина. – М. : Наука, 1988. – 192 с.

Елкин Е.Я. К вопросу о прогнозировании сроков образования крупных косяков охотской нагульной сельди / Е.Я. Елкин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1973. – Т. 86. – С. 22–25.

Жарникова В.Д. Состояние кормовой базы и питание сельди и минтая в северной части Охотского моря в осенний период 2003 года / В.Д. Жарникова // Сб. науч. трудов Магаданского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – 2004. – Вып. 2. – С. 43–66.

Жарникова В.Д. Питание сельди в Тауйской губе в нерестовый период 2010 г. / В.Д. Жарникова, Е.В. Кащенко // Материалы дальневосточной регион. конф. «Геология, география, биологическое разнообразие и ресурсы Северо-востока России» (к 100-летию со дня рождения А.П. Васьковского). – Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2011. – С. 167.

Завернин Ю.П. Влияние гидрометеорологических условий на сроки подхода охотской сельди на нерест и урожайность ее поколений / Ю.П. Завернин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1972. – Т. 81. – С. 44–51.

Замощ М.Н. Климат побережья / М.Н. Замощ // В кн. Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. – Владивосток : Дальнаука, 2006. – С. 117–137.

Зеленков В.М. Оогенез и динамика количества половых клеток беломорской сельди *Clupea pallasii n. marisalbi Berg* / В.М. Зеленков // Труды ПИНРО. – Мурманск, 1981. – Вып. 45. – С. 65–73.

Зеленков В.М. Ранний гаметогенез и дифференцировка пола у беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* / В.М. Зеленков // Вопр. ихтиологии. – М., 1990. – Т. 30. – Вып. 6. – С. 957–962.

Зеленская Л.А. Тихоокеанская чайка (*Larus schistisagus Stejneger, 1884*) / Л.А. Зеленская ; СВНЦ ДВО РАН. – Магадан, 2008. – 213 с.

Золотов А.О. Возможный подход к прогнозированию ОДУ корфо-карагинской сельди с учетом данных об избирательном использовании уловов / А.О. Золотов // Рациональное природопользование и управление морскими биоресурсами : экосистемный подход: тез. докл. Междунар. конф. / ТИНРО-центр. – Владивосток, 2003. – С. 123–125.

Золотов О.Г. Состав личинок рыб в восточной части Охотского моря и их питание / О.Г. Золотов, В.В. Максименков, Л.А. Николотова // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1990. – Т. 111. – С. 58–66.

Иванков В.Н. Изменчивость и микроэволюция рыб / В.Н. Иванков. – Владивосток : ДВГУ, 1997. – 124 с.

Иванков В.Н. Репродуктивная биология рыб / В.Н. Иванков. – Владивосток : ДВГУ, 2001. – 224 с.

Иванов А.А. Наставление по использованию кошельковых неводов на судах типа СРТМ–800, СТР–1320, СТ–80, ССТ–5200 и РС–30 / А.А. Иванов, С.А. Прус, В.И. Куклин и др. – Владивосток : ЦПКТБ Дальрыба, 1981. – 92 с

Иванов М.Ф. Особенности развития яйцевых клеток каспийско-волжской сельди (*Caspialosa kessleri* и *Caspialosa volgensis*) и опыты по искусственному разведению черноспинки (*Caspialosa kessleri*) в дельте Волги / М.Ф. Иванов // Вестник ЛГУ. – Л., 1953. – Т. 10. – С. 51–76.

Иванов М.Ф. Гистологический анализ половых желез волжских проходных сельдей в период миграции и нереста / М.Ф. Иванов, Ф.И. Додзина // Уч. записки ЛГУ. Сер. биол. науки. – № 228. – Вып. 44. Воспроизводство рыбных запасов. – Л., 1957. – С. 155–180.

Иванова В.Ф. Количественные оценки параметров рыболовства: интенсивность вылова, биомасса промыслового запаса, производительность добывающих судов / В.Ф. Иванова. – Калининград : АтлантНИРО, 2009. – 152 с.

Ившина Э.Р. Характеристика нерестилищ декастринской сельди / Э.Р. Ившина // Северо-Восток России : прошлое, настоящее, будущее: тез. докл. науч. конф. (Магадан, 31 марта–2 апреля 1998 г.). – Магадан. – 1998. –Т. 1. – С. 81.

Ившина Э.Р. Параметры роста сахалино-хоккайдской сельди / Э.Р. Ившина // Биомониторинг и рациональное использование мор. и пресн. гидробионтов // Тезисы докладов конференции молодых ученых (Владивосток, 24–26 мая 1999 г.). / ТИНРО-Центр. – Владивосток, 1999. – С. 44–45.

Ившина Э.Р. Динамика численности поколений сахалинско-хоккайдской сельди в связи с температурой воды / Э.Р. Ившина // Проблемы охраны и рационального использования биоресурсов Камчатки: тез. докл. 2-й областной науч.-практ. конф. (Петропавловск-Камчатский, 3–6 октября 2000 г.). – Петропавловск-Камчатский, 2000. – С. 57–58.

Ившина Э.Р. Основные черты биологии и современное состояние запасов сельди (*Clupea pallasii Valenciennes, 1847*) юго-восточного Сахалина: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Южно-Сахалинск, 2008. – 19 с.

Иевлева М.Я. Морфология личинок камчатской сельди разных стадий развития / М.Я. Иевлева // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1952. – Т. 37. – С. 249–252.

Кагановский А.Г. Водные промысловые объекты Дальнего Востока и перспективы их использования / А.Г. Кагановский // Рыбное хоз-во. – М., 1949. – № 5. – С. 29–33.

- Кагановский А.Г.** Сельдь Пенжинского залива / А.Г. Кагановский, И.А. Полутов // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1950. – Т. 32. – С. 37–53.
- Калюжная Т.И.** Физиологическое состояние репродуктивной части охотоморских популяций сельди / Т.И. Калюжная // Биологические проблемы Севера: тез. докл. X Всесоюз. симпозиума. Животный мир (Магадан, 20–23 сент. 1983 г.). – Магадан, 1983. – С. 427.
- Карасева Е.М.** Питание личинок североморской сельди и показатели ее элективности / Е.М. Карасева // Питание и пищевые отношения рыб и беспозвоночных Атлантического океана: сб. науч. трудов АтлантНИРО. – Калининград, 1982. – С. 9–14.
- Карасева Е.М.** Временные и пространственные аспекты хищничества сельди и шпрота на ранних онтогенетических стадиях рыб в Гданьской впадине Балтийского моря / Е.М. Карасева, Ф.А. Патокина, Н.А. Калинина // VIII международная конференция по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных: тез. докл. (Светлогорск, Калининградская область, 19–23 апреля 2010 г.). – Калининград, 2010. – С. 45–46.
- Карпенко В.И.** Межвидовые пищевые отношения некоторых промысловых видов рыб / В.И. Карпенко, А.А. Бонк // VIII международная конференция по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных: тез. докл. (Светлогорск, Калининградская область, 19–23 апреля 2010 г.). – Калининград, 2010. – С. 47–48.
- Карпенко В.И.** Предварительные данные о взаимоотношениях тихоокеанских лососей и сельди в период раннего онтогенеза / В.И. Карпенко, В.В. Максименков // Вопр. ихтиологии. – М., 1988. – Т. 28. – Вып. 5. – С. 743–746.
- Карпенко В.И.** Сходство механизмов формирования поколений у экологически различных видов рыб / В.И. Карпенко, В.В. Максименков // Биология шельфовых и проходных видов рыб. – Владивосток, 1990. – С. 75–81.
- Картавец Ю.Ф.** Многомерный морфометрический анализ комплекса внешних признаков сельди (*Clupea pallasii*) из вод Сахалина: исследование дифференциации популяций / Ю.Ф. Картавец, Г.М. Пушникова, И.Г. Рыбникова // Биол. моря. – Владивосток, 2008. – Т. 34. – № 5. – С. 336–345.
- Кафанов А.И.** Современное глобальное потепление и метахронность природных процессов в северо-западной Пацифике / А.И. Кафанов // Вестник РАН. – М., 2001. – № 1. – С. 39–42.
- Качина Т.Ф.** Состояние запасов и регулирование промысла тихоокеанской сельди / Т.Ф. Качина // Рыбное хоз-во. – М., 1974. – № 1. – С. 9–11.
- Качина Т.Ф.** Количественная связь родительских и дочерних стад у тихоокеанской сельди / Т.Ф. Качина // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1975. – Т. 97. – С. 21–35.
- Качина Т.Ф.** Сельдь западной части Берингова моря / Т.Ф. Качина. – М. : Легк. и пищ. пром-сть, 1981. – 120 с.
- Качина Т.Ф.** Тихоокеанская сельдь / Т.Ф. Качина // Биологические ресурсы Тихого океана. – М. : Наука, 1986. – С. 146–156.
- Качина Т.Ф.** О рациональном промысле сельди в западной части Берингова моря / Т.Ф. Качина, В.Г. Прохоров // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1967. – Т. 61. – С. 224–231.
- Качина Т.Ф.** К биологии сеголеток корфо-карагинской сельди / Т.Ф. Качина, Р.Я. Акимова // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1972. – Т. 82. – С. 313–320.
- Кашенко Е.В.** Анализ и перспективы промысла нерестовой сельди Тауйской губы в весенний период // Идеи, гипотезы, поиск... [сб. ст. по материалам XVII науч. конф. аспирантов, соискателей и молодых исследователей СВГУ], Магадан. – Магадан, 2010. – Вып. 17. – С. 108–111.
- Клиот Э.А.** О поедании икры сельди различными животными / Э.А. Клиот // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1955. – Т. 43 – С. 204–205.
- Кляшторин Л.Б.** Климат и перспективы рыболовства в Тихом океане / Л.Б. Кляшторин // Рыбное хоз-во. – М., 1996. – Вып. 4. – С. 37–42.

- Князькин И.Я.** Пустые и аварийные заметы кошельковых неводов и пути их устранения / И.Я. Князькин, В.В. Ульянов. – Владивосток: ДВ кн. изд-во, 1972. – 30 с.
- Коваленко Л.М.** Скребни рыб дальневосточных морей / Л.М. Коваленко // Гельминты и вызываемые ими заболевания. – Владивосток : ДВНЦ АН СССР. – 1, 1987. – С.62–65.
- Ковтун А.А.** Встречаемость нагульной сельди в период учета лососей в июле 1995 г. в Охотском море / А.А. Ковтун // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1998. – Т. 124. – С. 517–518.
- Козлов Б.М.** Биология и промысел сельди в северной части Татарского пролива / Б.М. Козлов // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1968. – Т. 65. – С. 3–11.
- Козлов Б.М.** Влияние промысла на структуру и запасы декастринского стада сельди / Б.М. Козлов, А.И. Фролов // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1973. – Т. 91. – С. 3–10.
- Козлов Б.М.** Условия, влияющие на промысел сельди в северной части Татарского пролива / Б.М. Козлов, Е.К. Шелегова / Рыбное хоз-во. – М., 1961. – № 7. – С. 9–12.
- Коновалов С.М.** Популяционная биология тихоокеанских лососей / С.М. Коновалов. – Л. : Наука, 1980. – 238 с.
- Коркош В.В.** Изменение ооцитов у корфо-карагинской сельди в процессе их развития / В.В. Коркош // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1975. – Т. 97. – С. 15–20.
- Котляр Л.К.** Закономерности развития и количественного распределения зоопланктона как кормовой базы сельди северо-восточной части Охотского моря / Л.К. Котляр // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1970. – Т. 71. – С. 59–75.
- Крашенинников С.П.** Описание земли Камчатки / С.П. Крашенинников. – М.-Л. : Изд. Главсевморпути, 1949. – 847 с.
- Крогиус Ф.В.** Динамика популяции и рост молоди нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb.) оз. Дальнего (Камчатка) / Ф.В. Крогиус // Вопр. ихтиологии. – М., 1975. – Т. 15. – Вып. 4 (93). – С. 612–629.
- Кручинин О.Н.** Вероятность облова рыб кошельковым неводом / О.Н. Кручинин, В.С. Бабенко // Вопр. рыболовства. – 2009. – Т. 10. – № 4 (40). – С. 174–190.
- Кручинин О.Н.** Методика оценки параметров поведения рыб в зоне замета кошелькового невода / О.Н. Кручинин, Ю.А. Кузнецов. – Владивосток : Дальрыбвтуз, 1985. – 36 с.
- Крыжановский С.Г.** О мероприятиях по воспроизводству сахалинской сельди / С.Г. Крыжановский // Рыбное хоз-во. – М., 1955. – № 1. – С. 49–52.
- Крыжановский С.Г.** Материалы по развитию сельдевых рыб / С.Г. Крыжановский // Тр. ин-та морфолог. животных им. А.Н. Северцева АН СССР. – М., 1956. – Вып. 17. – 254 с.
- Крындин А.И.** Сезонные и межгодовые изменения ледовитости и положения кромки льда на дальневосточных морях в связи с особенностями атмосферной циркуляции / А.И. Крындин // Труды ГОИН. – Л., 1964. – Вып. 71. – С. 5–83.
- Крысов А.И.** Воспроизводительная способность атлантическо-скандинавской сельди / А.И. Крысов // Рыбное хоз-во. – М., 2000. – № 6. – С. 28–29.
- Кузнецова Н.А.** Питание некоторых планктоноядных рыб в Охотском море в летний период / Н.А. Кузнецова // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1997. – Т. 122. – С. 255–275.
- Кузнецова Н.А.** Питание и пищевые отношения нектона в эпипелагиали северной части Охотского моря / Н.А. Кузнецова ; ТИНРО-Центр. – Владивосток, 2005. – 235 с.
- Кузнецов В.В.** Об изменениях в сообществе рыб Охотского моря на шельфе западной Камчатки / В.В. Кузнецов, Е.Н. Кузнецова // Труды ВНИРО. – М., 2002. – Т. 141. – С. 58–65.
- Кун М.С.** Питание тихоокеанской сельди в северной части Татарского пролива / М.С. Кун // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1949а. – Т. 29. – С. 136–138.
- Кун М.С.** О зимнем питании молоди сельди в Амурском заливе (зал. Петра Великого) / М.С. Кун // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1949б. – Т. 31. – С. 198–199.

- Кун М.С.** Распределение планктона и питание сельди в северной части Охотского моря / М.С. Кун // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1951. – Т. 35. – С. 87–96.
- Кун М.С.** Особенности питания сеголеток и взрослой скумбрии / М.С. Кун // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1954. – Т. 42. – С. 95–108.
- Лабецкий А.С.** О минимальной промысловой мере на охотскую сельдь / А.С. Лабецкий // Рыбное хоз-во. – М., 1975. – № 4. – С. 14–16.
- Лайус Д.Л.** Описание хромосомного набора многопозвонковой сельди *Clupea harengus* из Белого моря / Д.Л. Лайус // Вопр. ихтиологии. – М., 1994. – Т. 34. – № 4. – С. 572–574.
- Лакин Г.Ф.** Биометрия / Г.Ф. Лакин. – М. : Высш. шк., 1980. – 294 с.
- Лапинский А.Г.** Использование RAPD для мониторинга промысловых популяций тихоокеанской сельди / А.Г. Лапинский, А.А. Смирнов, В.В. Горбачев, Л.Л. Соловечук // Геология, география и биологическое разнообразие Северо-Востока России: материалы Дальневост. регион. науч. конф., посвящ. памяти А.П. Васьковского и в честь его 95-летия (Магадан, 28–30 ноября 2006 г.). – Магадан : СВНЦ ДВО РАН, 2006. – С. 371–374.
- Лапинский А.Г.** Генетическая дифференциация североохотоморской группировки тихоокеанской сельди *Clupea pallasii Valenciennes, 1847 (Clupeidae; Clupeiformes)*, по данным RAPD / А.Г. Лапинский, А.А. Смирнов, В.В. Горбачев, Л.Л. Соловечук // Вопр. рыболовства. – М., 2008. – Т. 9. – № 1 (33). – С. 128–137.
- Лапшин Ю.Е.** О пространственной динамике поколений беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* / Ю.Е. Лапшин, В.В. Похилюк // Вопр. ихтиологии. – М., 1993. – Т. 33. – № 3.
- Леонов А.К.** Региональная океанография / А.К. Леонов. – Л. : Гидрометеиздат, 1960. – Ч. 1. – 765 с.
- Лобода С.В.** Основные результаты исследования тихоокеанской сельди в Охотском море в 2002–2006 гг. / С.В. Лобода // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2007. – Т. 150. – С. 102–110.
- Лобода С.В.** Распределение и некоторые черты биологии тихоокеанской сельди *Clupea pallasii (Val.)* в осенне-зимний период в Охотском море / С.В. Лобода, И.В. Мельников // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2004. – Т. 139. – С. 169–179.
- Лобода С.В.** Сельдь северной части Охотского моря: современное состояние популяций и перспективы промысла / С.В. Лобода, И.В. Мельников // Рыбное хоз-во. – М., 2005. – № 3. – С. 28–29.
- Ломакина Н.В.** Эвфаузииды Мирового океана (Euphausiacea) / Н.В. Ломакина. – Л. : Наука, 1978. – 222 с.
- Лоция Охотского моря.** Северная часть моря: справочник / под ред. Ю.В. Старкова ; Гидрографическая служба ВМФ. – Л., 1960. – Вып. 2. – 200 с.
- Лучин В.А.** Циркуляции вод Охотского моря и особенности ее внутригодовой изменчивости по результатам диагностических расчетов / В.А. Лучин // Труды ДВНИИ. – Владивосток, 1987. – Вып. 36. – С. 3–11.
- Майр Э.** Популяции, виды и эволюция / Э. Майр. – М. : Мир, 1974. – 460 с.
- Максименков В.В.** О связи численности кормового (для личинок сельди) зоопланктона с температурой воды в корфо-карагинском районе Берингова моря / В.В. Максименков // Биол. моря. – Владивосток, 1982а. – № 3. – С. 17–21.
- Максименков В.В.** Обеспеченность пищей личинок сельдевых рыб и ее связь с численностью поколений / В.В. Максименков // Зоол. журнал. – М., 1982б. – Т. 61. – Вып. 6. – С. 1180–1187.
- Максименков В.В.** Питание и пищевые отношения личинок некоторых рыб в зал. Корфа / В.В. Максименков // Вопр. ихтиологии. – М., 1984. – Т. 24. – Вып. 6. – С. 972–978.

- Максименков В.В.** Питание и пищевые взаимоотношения личинок и мальков корфо-карагинской сельди: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1985. – 20 с.
- Максименков В.В.** К теории формирования поколения у рыб / В.В. Максименков // Экология. – Екатеринбург, 1986. – № 1. – С. 65–69.
- Максименков В.В.** К оценке доступности пищи для личинок рыб / В.В. Максименков // IV Всесоюзная конференция по раннему онтогенезу рыб: тез. докл. – Мурманск. – 1988. – С. 4–5.
- Максименков В.В.** Питание личинок минтая *Theragra chalcogramma* (Pallas) у берегов Камчатки / В.В. Максименков // Сб. исслед. биол. и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа / КамчатНИРО. – Петропавловск-Камчатский, 1991. – Вып. 1. – С. 183–197.
- Максименков В.В.** Питание личинок трех видов камбал на западнокамчатском шельфе / В.В. Максименков // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1994. – Т. 115. – С. 167–170.
- Максименков В.В.** Питание и пищевые отношения молоди рыб, обитающих в эстуариях рек и побережье Камчатки: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Владивосток, 2002. – 42 с.
- Мак-Кормак Б.** Солнечно-земные связи, погода и климат / Б. Мак-Кормак, Т. Селиги. – М. : Мир, 1982. – 384 с.
- Малкин Е.М.** Принцип регулирования промысла на основе концепции репродуктивной изменчивости популяций / Е.М. Малкин // Вопр. ихтиологии. – М., 1995. – Т. 35. – № 4. – С. 537–540.
- Марти Ю.Ю.** Основные этапы жизненного цикла атлантическо-скандинавских сельдей / Ю.Ю. Марти // Труды ПИНРО. – Мурманск, 1956. – Вып. 9. – С. 5–59.
- Марти Ю.Ю.** Взгляды на формирование морфобиологических особенностей морских сельдей Атлантического и Тихого океана / Ю.Ю. Марти // Труды ПИНРО. – Мурманск, 1966. – Вып. 17. – С. 303–316.
- Марти Ю.Ю.** О динамике численности морских сельдей и механизме воздействия промысла на их возрастной состав, численность, ареал и воспроизводство / Ю.Ю. Марти // Труды ПИНРО. – Мурманск, 1968. – Вып. 23. – С. 452–458.
- Марти Ю.Ю.** Миграция морских рыб / Ю.Ю. Марти. – М. : Пищ. пром-сть, 1980. – 248 с.
- Маслов В.** Авиационная наводка судов на косяки сельди / В. Маслов // Рыбное хоз-во. – М., 1958. – № 4. – С. 35–37.
- Матишов Г.Г.** Белуха *Delphinapterus leucas* арктических морей России. Апатиты / Г.Г. Матишов, Г.Н. Огнетов ; КРЦ РАН. – Апатиты, 2006. – 295 с.
- Медников Б.М.** О планктоне и сельди Олюторо-Наваринского района / Б.М. Медников // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1957. – Т. 44. – С. 57–65.
- Мельников И.В.** Результаты оценки запаса сельди в северной части Охотского моря по траловым съемкам 2002 г. // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2002. – Т. 130. – Ч. III. – С. 1142–1158.
- Мельников И.В.** Тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* (Val.): некоторые итоги и перспективы исследований / И.В. Мельников // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2005. – Т. 141. – С. 135–145.
- Мельников И.В.** Распределение и миграции неполовозрелой сельди в северной части Охотского моря / И.В. Мельников, П.В. Воробьев // Вопр. рыболовства. – М., 2001. – Т. 2 – № 3 (7). – С. 403–421.
- Мельников И.В.** Охотская сельдь: два года возобновления крупномасштабного промысла / И.В. Мельников, В.И. Радченко // Рыбное хоз-во. – М., 1999. – № 6. – С. 34–36.
- Мельникова Т.В.** Климат Магадана / И.В. Мельников. – Л. : Гидрометеиздат, 1965. – 96 с.

Мерзляков А.Ю. Динамика численности и биомассы основных компонентов нектона эпипелагиали северной части Охотского моря / А.Ю. Мерзляков, А.В. Василенко // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2002. – Т. 130. – С. 1171–1187.

Мерзляков А.Ю. Динамика состава пелагического ихтиоценоза Охотского моря в связи с миграциями рыб различных экологических и географических группировок / А.Ю. Мерзляков, О.С. Темных // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2002. – Т. 130. – С. 1215–1227.

Метелев Е.А. Сравнение средней длины и прироста охотской и гижигинско-камчатской сельди в различном возрасте / Е.А. Метелев, А.А. Смирнов // Тезисы докладов Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 140-летию со дня рождения Н.М. Книповича, 23–25 апреля 2002 г., Поляр. науч.-исслед. ин-т мор. рыб. хоз-ва и океанографии им. Н.М. Книповича (ПИНРО) ; [редкол.: Г.И. Несветова (отв. ред.) и др.]. – Мурманск, 2002. – С. 136–137.

Метелев Е.А. Питание преднерестовой гижигинско-камчатской сельди весной 2002 г. / Е.А. Метелев, А.А. Смирнов // Комплексные исследования и переработка морских и пресноводных гидробионтов: тез. докл. Всерос. конф. молодых ученых, Владивосток, 22–24 апр. 2003 г. / Тихоокеан. науч.-исслед. рыбхоз. центр (ТИНРО-Центр) ; [отв. ред. С.В. Суховеров]. – Владивосток, 2003. – С. 62–63.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. – М. : Наука, 1974. – 254 с.

Мещерякова И.М. О планктоне Охотского моря вблизи юго-западной Камчатки / И.М. Мещерякова // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1959. – Т. 47. – С. 36–49.

Миклухина А.П. Питание сайры в Курило-Хоккайдском районе / А.П. Миклухина // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1971. – Т. 75. – С. 130–143.

Микодина Е.В. Состояние половых желез каспийских сельдей / Е.В. Микодина, Е.Н. Кузнецова, С.И. Седов, Н.Г. Ключарева, М.А. Седова, Т.С. Седова // Современные проблемы Каспия : материалы Междунар. конф., посвящ. 105-летию КаспНИРХ (Астрахань, 24–25 декабря 2002 г.). – Астрахань, 2002. – С. 208–212.

Микодина Е.В. Методические рекомендации по изучению фенотипов семенников у дальневосточных лососей / Е.В. Микодина, Н.В. Пукова. – М. : Экономика и информатика, 2002. – 93 с.

Микодина Е.В. Об аномальных гонадах гижигинско-камчатской сельди *Clupea pallasii* (*Clupeidae*) / Е.В. Микодина, М.А. Седова, А.А. Смирнов // Вопр. ихтиологии. – М., 2005. – Т. 45. – № 2. – С. 251–259.

Микулич Л.В. Питание нагульной сельди в северной части Охотского моря / Л.В. Микулич // Уч. записки ДВГУ. – Владивосток, 1957. – Вып. 1. – С. 191–205.

Микулич Л.В. О распределении планктона в северной части Охотского моря летом 1959 г. / Л.В. Микулич // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1960. – Т. 46. – С. 41–64.

Моисеев П.А. Биологические ресурсы Мирового океана / П.А. Моисеев. – М. : Пищ. пром-сть, 1969. – 339 с.

Монастырский Г.Н. Динамика численности промысловых рыб / Г.Н. Монастырский // Труды ВНИРО. – М., 1952. – Т. XXXI. – С. 137–167.

Морошкин К.В. Новая схема поверхностных течений Охотского моря / К.В. Морошкин // Океанология. – М., 1964. – Т. 4. – Вып. 4. – С. 641–643.

Морошкин К.В. Водные массы Охотского моря / К.В. Морошкин. – М. : Наука, 1966. – 68 с.

Наймарк Е.Б. Анализ динамики популяций сельди Белого моря / Е.Б. Наймарк // Вопр. ихтиологии. – М., 1992. – Т. 32. – Вып. 5. – С. 72–77.

Наймарк Е.Б. Моделирование популяций беломорской сельди *Clupea pallasii marisalbi* / Е.Б. Наймарк, С.Б. Фролов // Вопр. ихтиологии. – М., 1993. – Т. 33. – № 3. – С. 359–366.

Науменко Н.И. Распределение и питание сеголеток сельди в восточной части Берингова моря / Н.И. Науменко // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1977. – Т. 101. – С. 51–56.

Науменко Н.И. Условия питания молоди и величина наполнения промзапаса корфо-карагинской сельди / Н.И. Науменко // Питание морских рыб и использование кормовой базы, как элементы промыслового прогнозирования: тез. докл. Всесоюзн. конф. (Мурманск, апрель 1988 г.). – Мурманск, 1988. – С. 125–126.

Науменко Н.И. Выживание корфо-карагинской сельди на первом году жизни / Н.И. Науменко // Сб. иссл. биол. и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа / КамчатНИРО. – Петропавловск-Камчатский, 1995. – Вып. 3. – С. 49–56.

Науменко Н.И. Возрастная структура уловов сельди *Clupea pallasii* Valenciennes (Clupeidae) дальневосточных морей / Н.И. Науменко // Сборник исследований биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа / КамчатНИРО. – Петропавловск-Камчатский, 1998. – Вып. 4. – С. 20–27.

Науменко Н.И. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 2000. – 45 с.

Науменко Н.И. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока / Н.И. Науменко. – Петропавловск-Камчатский, 2001. – 330 с.

Науменко Н.И. О росте тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) / Н.И. Науменко // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана / КамчатНИРО. – Петропавловск-Камчатский, 2002. – Вып. 6. – С. 66–74.

Науменко Н.И. Дальневосточная сельдь: взгляд в XXI век (обзор литературы, краткая история исследований и промысла) / Н.И. Науменко // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. сб. науч. трудов / КамчатНИРО. – Петропавловск-Камчатский, 2007. – Вып. 9. – С. 185–190.

Науменко Н.И. Изменчивость некоторых биологических параметров корфо-карагинской сельди в связи с уровнем ее запаса / Н.И. Науменко // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. сб. науч. трудов / КамчатНИРО. – Петропавловск-Камчатский, 2011. – Вып. 20. – С. 23–28.

Науменко Н.И. Некоторые особенности воспроизводства корфо-карагинской сельди / Н.И. Науменко // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: сб. науч. трудов / КамчатНИРО. – Петропавловск-Камчатский, 2012а. – Вып. 26. – Ч. 1. – С. 69–74.

Науменко Н.И. Динамика некоторых качественных характеристик ооцитов корфо-карагинской сельди / Н.И. Науменко // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: сб. науч. трудов / КамчатНИРО. – Петропавловск-Камчатский, 2012б. – Вып. 27. – С. 50–55.

Наумов В.М. Оогенез и экология полового цикла мурманской сельди (*Clupea harengus harengus* L.) / В.М. Наумов // Сельди северо-европейского бассейна и смежных морей: труды ПИНРО. – Мурманск, 1956. – Вып. 9. – С. 176–225.

Некрасов В.Ф. Пути миграции нагульной сельди западного побережья Камчатки / В.Ф. Некрасов // Рыб. хоз-во. – 1960. – № 4. – С. 7–9.

Никитинская И.В. О начале активного питания личинок сахалинской сельди / И.В. Никитинская // Зоол. журнал. – 1958. – Т. 37. – Вып. 10. – С. 1568–1570.

Никитинская И.В. Приспособительное значение разнокачественности личинок сахалинской сельди / И.В. Никитинская // Труды совещ. ихтиологической комиссии АН СССР. – М., 1961. – Вып. 13. – С. 391–392.

Никольский Г.В. О формах приспособлений к саморегуляции численности популяции у рыб / Г.В. Никольский // Журн. общ. биологии. – М., 1960. – Т. 21. – № 4. – С. 233–244.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов / Г.В. Никольский. – М. : Наука, 1965. – 384 с.

Никольский Г.В. Частная ихтиология / Г.В. Никольский. – М. : Высш. шк., 1971. – 473 с.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб / Г.В. Никольский. – М. : Пищ. пром-сть, 1974. – 447 с.

Новожинов Ю.И. Соотношение полов – специфический параметр элементарной популяции / Ю.И. Новожинов // Журн. общ. биологии. – М., 1971. – Т. 32. – № 1. – С. 37–44.

Овсянников Е.Е. Динамика пространственного распределения икры и молоди минтая в северной части Охотского моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток. 2011. – 20 с.

Огнетов Г.Н. Запасы, распределение и условия обитания белухи / Г.Н. Огнетов // Рыбное хоз-во. – М., 2002. – № 1. – С. 44–45.

Одате К. Состав пищи сайры в зависимости от распределения планктона / К. Одате // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1977. – Т. 101. – С. 85–90.

Охотоморский минтай – 2003 (путинный прогноз). – Владивосток: ТИНРО-Центр. – 2002. – 67 с.

Охотоморский минтай – 2004 (путинный прогноз). – Владивосток: ТИНРО-Центр. – 2003. – 78 с.

Охотоморский минтай – 2005 (путинный прогноз). – Владивосток: ТИНРО-Центр. – 2004. – 59 с.

Павленко М.Н. Материалы по исследованию восточной сельди *Clupea pallasii* / М.Н. Павленко // Материалы к познанию русского рыболовства. – Петроград: Типография В. Киршбаума. 1914. – Т. 3. – Вып. 10. – 189 с.

Павлов Д.С. Систематика, экология, структура видов как основа биоразнообразия в высших широтах, современное состояние в условиях антропогенного воздействия / Д.С. Павлов, К.А. Савваитова, М.А. Груздева, С.В. Максимов и др. // В книге «Разнообразие рыб Таймыра». – М. : Наука, 1999. – 207 с.

Панин К.И. О связи подходов сельди для размножения с приливами / К.И. Панин // Зоол. журн. – М., 1946. – Т. 25. – Вып. 5. – С. 469–472.

Панин К.И. О связи подходов сельди для размножения с приливами и фазами Луны / К.И. Панин // Природа. – Л., 1947. – № 1. – С. 68–71.

Панин К.И. Материалы по биологии сельди северо-восточного побережья Камчатки / К.И. Панин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1950. – Т. 32. – С. 3–36.

Панин К.И. Распределение нагульной сельди у восточного побережья Камчатки / К.И. Панин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1951. – Т. 34. – С. 257–259.

Панфилов А.М. О влиянии естественных факторов на воспроизводство охотской сельди / А.М. Панфилов // Рациональное природопользование и управление морскими биоресурсами: экосистемный подход: тез. докл. междунар. конф. – Владивосток, 2003. – С. 163–164.

Панфилов А.М. Возрастная структура нерестового и нагульного стад охотской сельди в 2003 г. в связи с формированием двух районов нагула / А.М. Панфилов // Сборник научных трудов Магаданского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – Магадан, 2004. – Вып. 2. – С. 165–172.

Панфилов А.М. К вопросу о минимальной промысловой мере на охотскую сельдь / А.М. Панфилов // Методические аспекты исследования рыб морей Дальнего Востока: тр. ВНИРО. – М. – 2006. – Т. 146. – С. 247–252.

Панфилов А.М. Охотская сельдь: биология, промысел и состояние запасов (по результатам исследований 2001–2007 гг.) / А.М. Панфилов // Сборник научных трудов Магаданского НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. – Магадан, 2009. – Вып. 3. – С. 192–212.

Панфилов А.М. Динамика возрастного состава и формирование урожайных поколений охотской сельди / А.М. Панфилов // Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана: материалы Междунар. науч.-техн. конф. (Владивосток, 18–21 мая 2010 г.). – Владивосток, 2010. – С. 84–87.

Панфилов А.М. Тихоокеанская сельдь / А.М. Панфилов, И.А. Черешнев // В книге «Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря». – Владивосток, 2006. – С. 418–425.

Пастырев В.А. Материалы по применению аэровизуальных методов в рыбохозяйственных исследованиях в северо-западной части Охотского моря / В.А. Пастырев // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2007. – Т. 148. – С. 42–56.

Пискунов И.А. О плодовитости сельди (*Clupea harengus palassi* V.), размножающейся у западного берега о-ва Сахалин / И.А. Пискунов // Зоол. журнал. – М., 1952а. – Т. 31. – Вып. 1. – С. 115–121.

Пискунов И.А. Весенняя сельдь западного побережья южного Сахалина / И.А. Пискунов // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1952б. – Т. 37. – С. 30–40.

Пискунов И.А. Материалы по биологии сельди Гижигинской губы / И.А. Пискунов // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1954. – Т. 39. – С. 59–72.

Пискунов И.А. К биологии нагульной сельди, обитающей у юго-западной Камчатки и северных Курильских островов / И.А. Пискунов // Вопр. ихтиологии. – М., 1955. – Вып. 4. – С. 63–70.

Плохинский В.А. Биометрия / В.А. Плохинский. – Новосибирск, 1961. – 364 с.

Поддубный А.Г. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах / А.Г. Поддубный. – Л. : Наука, 1971. – 312 с.

Поддубный А.Г. Современные представления о локальных стадах (популяциях) у рыб и экологических предпосылках их образования / А.Г. Поддубный, В.В. Халько // Тр. ин-та биол. внутр. вод. – Рыбинск, 1990. – Вып. 60 (63). С. 3–23.

Покровская И.С. Питание молоди сельди у юго-западного побережья Сахалина / И.С. Покровская // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1954а. – Т. 39. – С. 351–352.

Покровская И.С. Питание тихоокеанской сельди в юго-восточной части Татарского пролива / И.С. Покровская // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1954б. – Т. 41. – С. 309–318.

Покровская И.С. Питание личинок сельди у юго-западного побережья Сахалина / И.С. Покровская // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1955. – Т. 43. – С. 202–204.

Покровская И.С. Питание личинок сахалинской сельди / И.С. Покровская // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1957. – Т. 44. – С. 39–56.

Полутов И.А. Определение сырьевых возможностей весеннего промысла сельди в Пенжинском заливе: отчет / И.А. Полутов // Архив. – Петропавловск-Камчатский, 1944. – 28 с. – № 1131

Полутов И.А. Промысловые рыбы Кроноцкого зал.а и их использование / И.А. Полутов, Ф.И. Васильев // Труды ин-та океанологии. – М., 1959. – Т. 36. – С. 143–157.

Поляков Г.Д. Приспособительная взаимосвязь изменчивости популяции рыб / Г.Д. Поляков. – М., 1962. – Вып. 42. – С. 5–63.

Поплаухин Н.П. К вопросу о влиянии биотических и абиотических факторов на выживаемость молоди охотской сельди / Н.П. Поплаухин, В.А. Бобров // Биологические ресурсы дальневосточных морей: тез. докл. Всесоюз. совещания (Владивосток, октябрь 1975). – Владивосток, 1975. – С. 37–38.

Поплаухин Н.П. Влияние океанологических факторов на распределение и выживание молоди охотской сельди / Н.П. Поплаухин, В.А. Бобров // Вопросы раннего онтогенеза рыб. – Киев : Наук. Думка, 1978. – С. 186–188.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб / И.Ф. Правдин. – М. : Пищ. пром-сть, 1966. – 376 с.

Правоторова Е.П. О районах нагула гижигинско-камчатского стада сельди / Е.П. Правоторова // Рыбное хоз-во. – М., 1963. – № 12. – С. 14–17.

Правоторова Е.П. Некоторые данные по биологии гижигинско-камчатской сельди в связи с колебаниями ее численности и изменением ареала нагула / Е.П. Правоторова // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1965а. – Т. 59. – С. 102–128.

Правоторова Е.П. Результаты поиска нагульной сельди гижигинско-камчатского стада / Е.П. Правоторова // Рыбное хоз-во. – М., 1965б. – № 1. – С. 12–15.

Правоторова Е.П. Промыслово-биологическая характеристика и некоторые данные о миграциях гижигинско-камчатской сельди: отчет / Е.П. Правоторова // Архив МагаданНИРО. – Магадан, 1971. – 48 с. – № 71070017.

Правоторова Е.П. Связь плодовитости с основными биологическими параметрами гижигинско-камчатской сельди / Е.П. Правоторова // Биологические проблемы Севера: тез. докл. X Всесоюз. симпозиума. Животный мир (Магадан, 20–23 сент. 1983 г.). – Магадан, 1983а. – Ч. 2. – С. 434–435.

Правоторова Е.П. Характеристика состояния запасов, биологической структуры скоплений и роста гижигинско-камчатской сельди в 1983 г. : отчет / Е.П. Правоторова // Архив МагаданНИРО. – Магадан, 1983б. – 33 с. – № 01839005236.

Прикоки О.В. Итоги и перспективы расширения ресурсной базы рыболовства в Северо-Охотоморской и Западно-Камчатской подзонах Охотского моря / О.В. Прикоки, А.А. Смирнов // Отчетная сессия ФГУП «МагаданНИРО» по результатам научных исследований 2012 года, Магадан, 6 февр. 2013 г. : материалы докладов / Федер. агентство по рыболовству, Федер. гос. унитар. предприятие «Магадан. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии» (ФГУП «МагаданНИРО») ; [науч. ред. В.В. Волобуев] – Магадан, 2013. – С. 127–131.

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

Пробатов А.Н. Колебания численности сахалинско-хоккайдской сельди в связи с океанологическими условиями / А.Н. Пробатов // Труды океанолог. комиссии. – М., 1958. – Т. 3. – С. 124–125.

Пробатов А.Н. Биологическая характеристика нерестовой сельди острова Кунашир / А.Н. Пробатов, М.А. Дарда // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1957. – Т. 44. – С. 3–11.

Пробатов А.Н. Сельдь озера Тоннай / А.Н. Пробатов, А.И. Фролов // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1951. – Т. 35. – С. 97–104.

Пробатов А.Н. Молодь сельди залива Анива / А.Н. Пробатов, И.А. Варварин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1951. – Т. 34. – С. 25–39.

Пробатов А.Н. Осенние подходы декастринской сельди к берегам северной части Татарского пролива / А.Н. Пробатов, Б.М. Козлов // Вопр. ихтиологии. – М., 1954. – Вып. 2. – С. 21–24.

Прокопчук И.П. Распределение и питание неполовозрелой сельди в Баренцевом море в 2001–2008 гг. / И.П. Прокопчук, Т.А. Прохорова // Рыбное хоз-во. – М., 2010. – № 5. – С. 53–56.

Прохоров В.Г. О сезонных циклах в биологии половозрелой сельди западной части Берингова моря / В.Г. Прохоров // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1967а. – Т. 61. – С. 216–223.

Прохоров В.Г. О типах нерестилищ тихоокеанской сельди / В.Г. Прохоров // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1967б. – Т. 61. – С. 328–330.

Пушникова Г.М. Распределение и миграции нагульной сельди младших возрастных групп на акватории зал.а Анива в 1975–1978 гг. / Г.М. Пушникова // Распределение и рациональное использование водных зооресурсов Сахалина и Курильских островов. – Владивосток, 1980. – С. 50–53.

Пушникова Г.М. О состоянии запасов и возрасте оптимальной эксплуатации сахалинско-хоккайдской сельди / Г.М. Пушникова // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1981. – Т. 105. – С. 79–84.

Пушникова Г.М. Воспроизводство сельди в Татарском проливе / Г.М. Пушникова // Исследование и рациональное использование биоресурсов дальневосточных и северных морей СССР и перспективы создания технических средств для освоения неиспользуемых биоресурсов открытого океана: тез. докл. Всесоюз. совещания (Владивосток, 15–17 апреля 1985 г.). – Владивосток, 1985. – С. 53–54.

Пушникова Г.М. Сахалинско-хоккайдская сельдь: численность и перспективы промысла / Г.М. Пушникова // Рыбное хоз-во. – М., 1994а. – № 6. – С. 22–24.

Пушникова Г.М. Состояние запасов сахалинско-хоккайдской сельди и пути стабилизации ее численности / Г.М. Пушникова // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях: сборник. – Южно-Сахалинск, 1994б. – С. 47–56.

Пушникова Г.М. Нерестовая сельдь зал.ов Северо-восточного Сахалина / Г.М. Пушникова, Э.Р. Ившина // Рыбное хоз-во. – М., 1998. – № 2. – С. 38–41.

Пушникова Г.М. Зараженность сельди личинками нематод в водах Сахалина / Г.М. Пушникова, В.В. Пушников // Биология моря. – Владивосток, 1981. – № 5. – С. 71–73.

Пушникова Г.М. Условия воспроизводства сельди (*Clupea pallasii* V.) в водах Сахалина / Г.М. Пушникова, И.Г. Рыбникова, Н.А. Федотова, В.Б. Красавцев // Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов: тез. докл. II науч.-практ. конф. (Южно-Сахалинск, ноябрь 1984 г.). – Южно-Сахалинск, 1984. – С. 94–96.

Пуцаева Т.Я. Весенний зоопланктон и питание личинок сельди в заливе Анапка / Т.Я. Пуцаева // Южно-Сахалинск, 1984.1968. – Т. 64. – С. 309–314.

Радченко В.И. Состояние запасов и перспективы промысла охотской сельди / В.И. Радченко, И.И. Глебов // Рыбное хоз-во. – М., 1995. – № 3. – С. 23–27.

Расс Т.С. Стадийность развития рыб и экологические аспекты ее / Т.С. Расс // Второе совещание эмбриологов СССР: тез. докл. (Москва, 28 января–5 февраля 1957 г.). – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1957. – С. 151–152.

Рокицкий П.Ф. Основы вариационной статистики для биологов / П.Ф. Рокицкий. – Минск : Изд-во Бел. гос. ун-та, 1961. – 224 с.

Романов А.А. Мониторинг гистоморфологических нарушений гонадо-гаметогенеза осетровых рыб Волго-Каспийского региона / А.А. Романов, Ал.А. Романов, Е.С. Беляева // Экология молодежи и проблемы воспроизводства Каспийских рыб. – М. : Изд-во ВНИРО, 2002. – С. 246–268.

Ромейс Б. Микроскопическая техника / Б. Ромейс. – М. : Иностран. лит-ра, 1953. – 718 с.

Роскин Г.И. Микроскопическая техника / Г.И. Роскин, Л.Б. Левинсон. – М. : Совет. наука, 1957. – 466 с.

Ржонсницкий В.Б. О причинах изменения интенсивности солнечной активности / В.Б. Ржонсницкий // Гидрофизические исследования северо-западной части Тихого океана. – 1978. – С. 61–70.

Рубан Г.И. Сибирский осетр *Acipenser baerii* Brandt / Г.И. Рубан. – М. : Наука, 2000. – 220 с.

Рудомиллов О.И. Распределение восточноберингоморской сельди в связи с гидрологическими условиями / О.И. Рудомиллов // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1975. – Т. 97. – С. 3–14.

Румянцев А.И. Современное состояние численности сахалино-хоккайдского стада сельди / А.И. Румянцев // Рыбное хоз-во. – М., 1958. – № 4. – С. 6–9.

- Румянцев А.И.** Разрушение ультразвуком ястыков сельди в естественных условиях / А.И. Румянцев // Доклады АН СССР. – М., 1960. – Т. 134. – № 4. – С. 955–958.
- Румянцев А.И.** О летней сельди у юго-западного побережья Камчатки / А.И. Румянцев // Аннотации научных работ по исследованиям сырьевой базы рыбной промышленности Дальнего Востока в 1959–1962 гг. – Владивосток, 1965. – С. 74–76.
- Рыбникова И.Г.** Популяционно-генетическая структура сельдей Охотского моря / И.Г. Рыбникова // Сельдевые северной части Тихого океана. – Владивосток, 1985. – С. 57–63.
- Рыбникова И.Г.** Популяционная структура тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* (Valenciennes) Японского и Охотского морей: автореферат / И.Г. Рыбникова. – Владивосток : ДГТРУ, 1999. – 23 с.
- Рыбникова И.Г.** Взаимодействие сахалино-хоккайдской сельди *Clupea pallasii* с другими популяциями этого вида в водах Сахалина / И.Г. Рыбникова, Г.М. Пушникова, Л.Н. Беседнов // Биология моря. – Владивосток, 1998. – Т. 24. – С. 218–227.
- Савваитова К.А.** Аномалии в строении рыб как показатели состояния природной среды / К.А. Савваитова, Ю.В. Чеботарева, М.Ю. Пичугин, С.В. Максимов // Вопр. ихтиологии. – М., 1995. – Т. 35. – Вып. 2. – С. 182–188.
- Семенов В.В.** Особенности распределения и промысла охотской и гижигинско-камчатской сельди в смешанных нагульных скоплениях осенью 2001 г. в Притауйском районе Охотского моря / Ю.Г. Семенов, А.А. Смирнов // Пути решения проблем изучения, освоения и сохранения биоресурсов мирового океана в свете морской доктрины Российской Федерации на период до 2020 года: материалы Всерос. конф., 20–22 марта 2002 г., Москва / Всерос. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии. – М., 2002. – С. 167–168.
- Семенов В.В.** Происхождение кортикальных гранул в ооцитах беломорской сельди / В.В. Семенов // Биология развития морских организмов. – Апатиты : Изд-во Кф АН СССР, 1974а. – С. 76–80.
- Семенов В.В.** Ультраструктура ооцитов периода протоплазматического роста у беломорской сельди / В.В. Семенов // Биология развития морских организмов. – Апатиты : Изд-во Кф АН СССР, 1974б. – С. 87–99.
- Семенов В.В.** Морфологические особенности развития ооцитов периода протоплазматического и начала трофоплазматического роста у беломорской сельди / В.В. Семенов // Биол. беломорской сельди. – 1975а. – Т. XVI (XXIV). – С. 169–178.
- Семенов В.В.** Резорбция ооцитов у сельдей рода *Clupea* / В.В. Семенов // Биология беломорской сельди. – 1975б. – Т. XVI (XXIV). – С. 179–184.
- Семенова А.В.** Предварительные данные по изменчивости четырех микросателлитных локусов у тихоокеанских сельдей *Clupea pallasii* / А.В. Семенова, А.П. Андреева, А.Н. Строганов, Г.А. Рубцова, К.И. Афанасьев, Г.А. Маркевич, А.А. Смирнов // Генетика. – М., 2012. – Т. 48, № 1. – С. 97–103.
- Семенова А.В.** Изменчивость микросателлитных локусов в популяциях тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) / А.В. Семенова, А.Н. Строганов, А.А. Смирнов // На перекрестке Севера и Востока (методологии и практики регионального развития) : материалы I междунар. науч.-практ. конф., 10–11 июня 2013 г., Магадан : в 3 ч. / Сев.-Вост. гос. ун-т [и др. ; отв. ред.: Н.К. Гайдай, К.П. Козенко, Е.А. Шкатова]. – Магадан, 2013. – Ч. 2. – С. 94–101.
- Световидов А.Н.** О некоторых биологических особенностях тихоокеанской сельди и о причинах, их обусловивших / А.Н. Световидов // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1949. – Т. 31. – С. 59–64.
- Световидов А.Н.** Сельдевые (Clupeidae). Фауна СССР / А.Н. Световидов // Тр. зоологич. ин-та АН СССР. – М.-Л. : Изд. АН СССР. – 1952а. – Т. 2, № 48. Рыбы. – Вып. 1. – 331 с.
- Световидов А.Н.** Колебания уловов южно-сахалинской сельди и его причины / А.Н. Световидов // Зоол. журнал. – М., 1952б. – Т. 31. – Вып. 6. – С. 831–842.

- Слюнин Н.В.** Современное положение нашего Дальнего Востока / Н.В. Слюнин. – СПб., 1908. – 96 с.
- Смирнов А.А.** Минимальная промысловая мера гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов // Рыбное хоз-во. – М., 1994. – № 6. – С. 25–27.
- Смирнов А.А.** Перспективы промысла гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов // Северо-Восток России: прошлое, настоящее, будущее : тез. докл. науч. конф. – Магадан, 1998. – Т. 1. – С. 80–81.
- Смирнов А.А.** Гижигинско-камчатская сельдь – резерв развития рыболовства северо-восточной части Охотского моря / А.А. Смирнов // Современные средства воспроизводства и использования водных биоресурсов : 7 междунар. выставка ИНРЫБПРОМ–2000 : сб. тез. докл. на науч.-техн. симп., [Санкт-Петербург, 2000]. – СПб., 2000а. – Т. 1. – С. 105–107.
- Смирнов А.А.** Влияние абиотических и биотических факторов на состояние популяции гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы регион. науч. конф., 11–12 апр. 2000 г., [Петропавловск-Камчатский] / Камчат. ин-т экологии и природопользования ДВО РАН [и др. ; отв. ред. Р.С. Моисеев]. – Петропавловск-Камчатский, 2000б. – С. 123–125.
- Смирнов А.А.** Современное состояние запасов и перспективы промысла гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов // Вопр. рыболовства. – 2001а. – Т. 2. – С. 287–298.
- Смирнов А.А.** Основные результаты исследований гижигинско-камчатской сельди в 2000 г., состояние запасов и перспективы промысла / А.А. Смирнов // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части охотского моря : сб. науч. трудов / Гос. ком. РФ по рыболовству, Федер. гос. унитар. предприятие «Магадан. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии» (ФГУП «МагаданНИРО») ; под ред. И.Е. Хованского. – Магадан, 2001б. – Вып. 1. – С. 116–122.
- Смирнов А.А.** Некоторые результаты икорной водолазной съемки нерестилищ гижигинско-камчатской сельди в июне 1999 г. / А.А. Смирнов, О.В. Васильева // Рыбохозяйственная наука на пути в XXI век : тез. докл. Всерос. конф. молодых ученых, Владивосток, 21–23 мая 2001 г. / Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центр (ТИНРО-Центр), Совет молодых ученых ; [отв. ред.: С.В. Суховерхов, А.А. Байталюк]. – Владивосток, 2001в. – С. 46–47.
- Смирнов А.А.** Изменение морфометрических признаков гижигинско-камчатской сельди при дефростации / А.А. Смирнов, С.Л. Марченко, Т.Ю. Меркулов // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. трудов / Гос. ком. РФ по рыболовству, Федер. гос. унитар. предприятие «Магадан. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии» (ФГУП «МагаданНИРО») ; под ред. И.Е. Хованского. – Магадан, 2001г. – Вып. 1. – С. 333–342.
- Смирнов А.А.** К вопросу популяционной принадлежности сельди, пойманной дрейферными сетями в юго-восточной части Охотского моря в июне 2000 г. / А.А. Смирнов // Известия ТИНРО : сб. науч. трудов / Гос. ком. РФ по рыболовству ; [гл. ред. В.П. Шунтов]. – Владивосток, 2002а. – Т. 130, ч 3. – С. 1212–1214.
- Смирнов А.А.** Освоение запасов гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов // Рыбное хоз-во. – 2002б. – № 1. – С. 35–36.
- Смирнов А.А.** Флуктуации биологических показателей, связанных с воспроизводством, у гижигинско-камчатской сельди под влиянием солнечной активности: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М. : МГТА, 2002в. – 14 с.
- Смирнов А.А.** Изменения биологических показателей гижигинско-камчатской сельди (северо-восточная часть Охотского моря) под влиянием солнечной активности / А.А. Смирнов // Современные проблемы физиологии и экологии морских животных (рыбы, птицы, млекопитающие) : тез. докл. междунар. семинара (Ростов-на-Дону, 11–13 сент. 2002 г.) / Рос. акад. наук, Отд-ние наук о жизни РАН, Мурман. мор. биол. ин-т, М-во образования

Рос. Федерации, Ростов. гос. ун-т ; [редкол.: Г.Г. Матишов (отв. ред.) и др.]. – Ростов-н/Д, 2002г. – С. 146–147.

Смирнов А.А. Связь солнечной активности с репродуктивными показателями гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы III науч. конф., 27–28 нояб. 2002 г., [Петропавловск-Камчатский] / Камчат. фил. Тихоокеан. ин-та географии ДВО РАН [и др. ; редкол.: А.М. Торканов (отв. ред.) и др.]. – Петропавловск-Камчатский, 2002д. – С. 145–146.

Смирнов А.А. Оценка влияния различных факторов на состояние популяции гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов // Рациональное природопользование и управление морскими биоресурсами: экосистемный подход : тез. докл. Междунар. конф., 23–26 сент. 2003 г., Владивосток / [Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центр (ТИНРО-Центр)]. – Владивосток, 2003. – С. 175–179.

Смирнов А.А. Биологическая характеристика нерестовой гижигинско-камчатской сельди, оценка ее запасов и перспектив промысла / А.А. Смирнов // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. трудов / Федер. агентство по рыболовству РФ, Федер. гос. унитар. предприятие «Магадан. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии» ; под ред. В.В. Волобуева. – Магадан, 2004а. – Вып. 2. – С. 189–200.

Смирнов А.А. Некоторые данные о нерестовом субстрате сельди Гижигинской губы Охотского моря / А.А. Смирнов, М.Н. Белый // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы V науч. конф., 22–24 нояб. 2004 г. [Петропавловск-Камчатский] / Камчат. фил. Тихоокеан. ин-та географии ДВО РАН [и др. ; редкол.: А.М. Токранов (отв. ред.) и др.]. – Петропавловск-Камчатский, 2004б. – С. 310–313.

Смирнов А.А. Современное состояние запасов, перспективы промысла сельди и минтая северной части Охотского моря / А.А. Смирнов, С.Ю. Шершенков, А.М. Панфилов // Северо-восток России: прошлое, настоящее, будущее: материалы II регион. науч.-практ. конф., Магадан, 27–28 нояб. 2003 г. / Администрация Магадан. обл. ; [отв. ред.: Н.А. Горячев, Е.М. Кокорев, Ю.И. Муромцев]. – Магадан, 2004в. – Т. 2. – С. 76–80.

Смирнов А.А. Динамика основных биологических показателей и численности поколений гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН / Сев.-Вост. науч. центр ; [гл. ред. И.А. Черешнев]. – Магадан, 2005а. – № 3. – С. 66–73.

Смирнов А.А. Некоторые особенности распределения и биологии гижигинско-камчатской сельди в современный период / А.А. Смирнов // Наука Северо-Востока России – начало века: материалы Всерос. науч. конф., посвящ. памяти акад. К.В. Симакова и в честь его 70-летия (Магадан, 26–28 апр. 2005 г.) / РАН, Сев.-Вост. науч. центр ; [отв. ред. И.А. Черешнев]. – Магадан, 2005б. – С. 421–423.

Смирнов А.А. Возрастной состав уловов нерестовой гижигинско-камчатской сельди в условиях ограниченного промысла / А.А. Смирнов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы VI науч. конф. 29–30 нояб. 2005 г. [Петропавловск-Камчатский] / Камчат. фил. Тихоокеан. ин-та географии ДВО РАН [и др. ; редкол.: А.М. Токранов (отв. ред.) и др.]. – Петропавловск-Камчатский, 2005в. – С. 178–179.

Смирнов А.А. Оценка популяционного статуса сельди Тауйской губы Охотского моря по результатам морфометрического анализа 2001–2002 гг. / А.А. Смирнов, С.Л. Марченко, Е.В. Кашенко // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы VI науч. конф., 29–30 нояб. 2005 г., [Петропавловск-Камчатский] / Камчат. фил. Тихоокеан. ин-та географии ДВО РАН [и др. ; редкол.: А.М. Токранов (отв. ред.) и др.]. – Петропавловск-Камчатский, 2005. – С. 253–255.

Смирнов А.А. Новые данные о массовом половом созревании и промысловой мере гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов // Методические аспекты исследования рыб морей Дальнего Востока : труды ВНИРО / ФГУП Всерос. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии (ВНИРО). – М., 2006а. – Т. 146. – С. 241–244.

Смирнов А.А. Плодовитость и размеры ооцитов сельди Гижигинской и Тауйской губ Охотского моря / А.А. Смирнов, Е.В. Кащенко, Т.М. Костенко // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы VII междунар. науч. конф., 28–29 нояб. 2006 г., [Петропавловск-Камчатский] / Камчат. фил. Тихоокеан. ин-та географии ДВО РАН [и др. ; редкол.: А.М. Токранов (отв. ред.) и др.]. – Петропавловск-Камчатский, 2006б. – С. 426–428.

Смирнов А.А. Некоторые черты биологии нерестовой гижигинско-камчатской сельди (северо-восточная часть Охотского моря) / А.А. Смирнов // Учен. зап. Казан. гос. ун-та. Серия: Естественные науки. – 2007а. – Т. 149, кн. 3. – С. 262–267.

Смирнов А.А. Основные биологические показатели нерестовой сельди Гижигинской губы зал. Шелихова в 2002 – 2006 гг. / А.А. Смирнов // Чтения памяти академика К.В. Симакова : тез. докл. Всерос. науч. конф. (Магадан, 27–29 нояб. 2007 г.) / РАН ДВО, Сев.-Вост. науч. центр ; [отв. ред. И.А. Черешнев]. – Магадан, 2007б. – С. 168–170.

Смирнов А.А. Отличия в показателях длины тела различных по урожайности поколений гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы IX междунар. науч. конф., посвящ. 100-летию с начала Камчатской экспедиции Императорского Русского географического общества, снаряженной на средства Ф.П. Рябушинского, 25–26 нояб. 2008 г., [Петропавловск-Камчатский] / Камчат. фил. Тихоокеан. ин-та географии ДВО РАН [и др. ; редкол.: А.М. Токранов (отв. ред.) и др.]. – Петропавловск-Камчатский, 2008а. – С. 348–349.

Смирнов А.А. Аэровизуальный учет и наведение судов на скопления нерестовой гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов // Рыбное хоз-во. – 2008б. – № 3. – С. 48–49.

Смирнов А.А. О смешиваемости североохотоморских сельдей в нагульный период в северной части Охотского моря / А.А. Смирнов, С.Л. Марченко // Современное состояние водных биоресурсов : науч. конф., посвящ. 70-летию С.М. Коновалова [Владивосток], 25–27 марта 2008 г. : [материалы] / Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центр (ТИНРО-Центр). – Владивосток, 2008в. – С. 259–261.

Смирнов А.А. Репродуктивный потенциал гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов // Рыбное хоз-во. – 2009а. – № 4. – С. 90–93.

Смирнов А.А. Пути рационального освоения запасов гижигинско-камчатской сельди в условиях прогнозируемого роста ее запасов / А.А. Смирнов // Тезисы докладов X Всероссийской конференции по проблемам рыбопромышленного прогнозирования, 6–8 октября 2009 г., Мурманск / Поляр. науч.-исслед. ин-т мор. рыб. хоз-ва и океанографии им. Н.М. Книповича (ПИНРО) ; [под общ. ред. Б.Ф. Прищепы]. – Мурманск, 2009б. – С. 116–118.

Смирнов А.А. Некоторые особенности нереста гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов // Чтения памяти академика К.В. Симакова : тез. докл. Всерос. науч. конф. (Магадан, 25–27 нояб. 2009 г.) / РАН ДВО, Сев.-Вост. науч. центр ; [отв. ред. И.А. Черешнев]. – Магадан, 2009в. – С. 257.

Смирнов А.А. Гижигинско-камчатская сельдь=Gizhiga-kamchatka herring: монография / Федер. агентство по рыболовству Рос. Федерации, Федер. гос. унитар. предприятие «Магадан. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии» (ФГУП «МагаданНИРО»). – Магадан : МагаданНИРО, 2009г. – 149 с. : ил., табл., схемы.

Смирнов А.А. К истории изучения гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов // Вестник Северо-Восточного гос. ун-та / Сев.-Вост. гос. ун-т ; [редкол.: Е.М. Кокорев, А.И. Широков (гл. ред.) и др.]. – Магадан, 2009д. – Вып. 11. – С. 81–85.

Смирнов А.А. Некоторые особенности репродуктивной биологии гижигинско-камчатской сельди *Clupea pallasii* (Охотское море) / А.А. Смирнов // Вопр. рыболовства. – 2009е. – Т. 10, № 2. – С. 238–254.

Смирнов А.А. Биологические показатели, состояние запасов и промышленное освоение нерестовой гижигинско-камчатской сельди в 2002–2006 гг. / А.А. Смирнов // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части охотского моря : сб. науч. трудов / Федер. агентство по рыболовству РФ, Федер. гос. унитар. предприятие «Магадан. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии» (ФГУП «МагаданНИРО») ; под ред. В.В. Волобуева. – Магадан, 2009ж. – Вып. 3. – С. 268–279.

Смирнов А.А. К вопросу определения степени смешиваемости сельди охотского и гижигинско-камчатского стад в нагульных скоплениях северной части Охотского моря / А.А. Смирнов, А.М. Панфилов, К.С. Дурнева // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : материалы X междунар. науч. конф., 17–18 нояб. 2009 г., [Петропавловск-Камчатский] / Камчат. фил. Тихоокеан. ин-та географии ДВО РАН [и др. ; редкол.: А.М. Токранов (отв. ред.) и др.]. – Петропавловск-Камчатский, 2009з. – С. 379–381.

Смирнов А.А. Навстречу путине-2009 : (предложения по усилению эффективности промысла водных биологических ресурсов) / А.А. Смирнов, А.А. Ищенко, С.Ю. Шершенков, Ю.В. Омельченко // Рыбное хоз-во. – 2009и. – № 1. – С. 38–41.

Смирнов А.А. Гижигинско-камчатская сельдь: современное состояние запасов, проблемы и перспективы промысла / А.А. Смирнов // Рыбное хоз-во. – 2010а. – № 3. – С. 53–55.

Смирнов А.А. Промысел гижигинско-камчатской сельди: проблемы и перспективы / А.А. Смирнов [Электронный ресурс] // Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана : [материалы I междунар. науч.-практ. конф., Владивосток, 18–21 мая 2010]. – Режим доступа: <http://konf-apobr.ru/index.php/sektion1/203-gizhiginsk.html>. – Владивосток, 2010б. – С. 256–258.

Смирнов А.А. Особенности распределения личинок сельди *Clupea pallasii* и минтая *Theragra chalcogramma* в Тауйской губе Охотского моря в июне 2009 г. / А.А. Смирнов, А.В. Вакатов // Тезисы докладов VIII международной конференции по раннему онтогенезу рыб и промысловых беспозвоночных, 19–23 апреля 2010 г., Светлогорск (Калининградская область) / Гидробиол. о-во при Рос. акад. наук [и др.]. – Калининград, 2010в. – С. 130–131.

Смирнов А.А. Краткая характеристика промысла гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов, И.К. Трофимов // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН / Сев.-Вост. науч. центр ; [гл. ред. И.А. Черешнев]. – Магадан, 2010г. – № 3. – С. 99–102.

Смирнов А.А. История промысла и современный ресурсный потенциал гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : II Всерос. науч.-практ. конф. (15–18 марта 2011 г.) [Петропавловск-Камчатский] / Камчат. гос. техн. ун-т ; [отв. за вып. Н.Г. Клочкова]. – Петропавловск-Камчатский, 2011а. – С. 209–211.

Смирнов А.А. Нерест гижигинско-камчатской сельди и численность нерестовой части стада / А.А. Смирнов // Геология, география, биологическое разнообразие и ресурсы Северо-Востока России : (к 100-летию со дня рождения А.П. Васьковского) : материалы всерос. конф., 22–24 нояб. 2011 г., Магадан / РАН, Сев.-Вост. науч. центр ; [отв. ред. И.А. Черешнев]. – Магадан, 2011б. – С. 167.

Смирнов А.А. Изменчивость соотношения полов нерестовой гижигинско-камчатской сельди в зависимости от уровня численности стада / А.А. Смирнов // Вестник Северо-Вос-

точного государственного университета / Сев.-Вост. гос. ун-т ; [гл. ред. А.И. Широков]. – Магадан, 2011г. – Вып. 15. – С. 79–83.

Смирнов А.А. Изменения основных биологических показателей нерестовой гижигинско-камчатской сельди при различном уровне численности стада / А.А. Смирнов // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана : сб. науч. трудов / Камчат. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии ; [отв. ред. Ю.П. Дьяков]. – Петропавловск-Камчатский, 2011г. – Вып. 20. – С. 29–33.

Смирнов А.А. Влияние ледовитости на вылов и урожайность поколений минтая в северной части Охотского моря / А.А. Смирнов, О.В. Прикоки // Вопросы промысловой океанологии : [сб. науч. статей] / Всерос. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии (ФГУП ВНИРО) ; [под ред. А.П. Алексеева и др.]. – М., 2011д. – Вып. 8, № 1. – С. 240–244.

Смирнов А.А. Размерно-весовые характеристики нагульной гижигинско-камчатской сельди в современный период / А.А. Смирнов // Водные биологические ресурсы северной части Тихого океана: состояние, мониторинг, управление : материалы Всерос. науч. конф., посвящ. 80-летию юбилею ФГУП «КамчатНИРО» (Петропавловск-Камчатский, 26–27 сент. 2012 г.) / Федер. агентство по рыболовству, ФГУП Камчат. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии (КамчатНИРО). – Петропавловск-Камчатский, 2012а. – С. 222–224.

Смирнов А.А. Перспективы промысла гижигинско-камчатской сельди в прибрежных водах Магаданской области / А.А. Смирнов [Электронный ресурс] // Тезисы докладов XI Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 150-летию со дня рождения Н.М. Книповича, 22–24 мая 2012 г., Мурманск / Поляр. науч.-исслед. ин-т мор. рыб. хоз-ва и океанографии им. Н.М. Книповича (ПИНРО). – Мурманск, 2012б. – 1 электрон. опт. диск (CD-ROM).

Смирнов А.А. Переход к глубокой переработке выловленной сельди – способ увеличения эффективности ее промысла / А.А. Смирнов // Устойчивое использование биологических ресурсов морей России: проблемы и перспективы : Всерос. науч. конф., 16–17 мая 2012 г., Сочи : тез. докл. / [Федер. гос. унитар. предприятие Всерос. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии (ФГУП «ВНИРО»), Всемир. фонд дикой природы, Рос. отд-ние (WWF России)]. – М., 2012в. – С. 73.

Смирнов А.А. Особенности освоения рекомендованных к вылову объемов гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов // Актуальные проблемы освоения биологических ресурсов Мирового океана : материалы II междунар. науч.-техн. конф., 22–24 мая 2012 г., Владивосток / Федер. агентство по рыболовству, Дальневост. гос. техн. рыбохоз. ун-т (Дальрыбвтуз). – Владивосток, 2012г. – Ч. 1. – С. 361–363.

Смирнов А.А. Многолетняя изменчивость возрастного состава нерестовой гижигинско-камчатской сельди / А.А. Смирнов // Вестник Северо-Восточного государственного университета / Сев.-Вост. гос. ун-т ; [гл. ред. А.И. Широков]. – Магадан, 2012д. – Вып. 18. – С. 49–53.

Смирнов А.А. Биология и промысел гижигинско-камчатской сельди в 2011 г. / А.А. Смирнов // Отчетная сессия МагаданНИРО по результатам научных исследований 2011 года : материалы докладов / Федер. агентство по рыболовству, Магадан. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии (МагаданНИРО) ; [науч. ред. В.В. Волобуев]. – Магадан, 2012е. – С. 95–98.

Смирнов А.А. Перспективы развития многовидового промысла донных рыб в Охотском море / А.А. Смирнов, Ю.К. Семенов // Устойчивое использование биологических ресурсов морей России: проблемы и перспективы : Всерос. науч. конф., 16–17 мая 2012 г., Сочи : тез. докл. / [Федер. гос. унитар. предприятие Всерос. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океаногра-

фии (ФГУП «ВНИРО»), Всемир. фонд дикой природы, Рос. отд-ние (WWF России)]. – М., 2012ж. – С. 36–37.

Смирнов А.А. Многолетняя динамика основных биологических показателей охотской сельди / А.А. Смирнов, А.М. Панфилов // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН / Сев.- Вост. науч. центр ; [гл. ред. И.А. Черешнев]. – Магадан, 2012з. – № 2. – С. 63–68.

Смирнов А.А. Влияние ледовитости Охотского моря на вылов и урожайность поколений охотской и гижигинско-камчатской сельдей / А.А. Смирнов, А.М. Панфилов [Электронный ресурс] // Тезисы докладов XI Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 150-летию со дня рождения Н.М. Книповича, 22–24 мая 2012 г., Мурманск / Поляр. науч.-исслед. ин-т мор. и рыб. хоз-ва и океанографии им. Н.М. Книповича (ПИНРО). – Мурманск, 2012и. – 1 электрон. опт. диск (CD-ROM).

Смирнов А.А. Плодовитость гижигинско-камчатской сельди (северо-восточная часть Охотского моря) / А.А. Смирнов // Актуальные вопросы в научной работе и образовательной деятельности : материалы Междунар. науч.-практ. конф., [Тамбов], 31 янв. 2013 г. : в 13 ч. / М-во образования и науки Рос Федерации. – Тамбов, 2013а. – Ч. 9. – С. 125–126.

Смирнов А.А. Первые итоги возобновления масштабного промысла гижигинско-камчатской сельди в Западно-Камчатской подзоне / А.А. Смирнов // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : материалы IV Всерос. науч.-практ. конф. (18–22 марта 2013 г.). Петропавловск-Камчатский / ФГБОУ ВПО Камчат. гос. техн. ун-т, ФБУ Камчат. дирекция по техн. обеспечению надзора на море / [отв. за вып. Н.Г. Ключкова]. – Петропавловск-Камчатский, 2013б. – С. 212–214.

Смирнов А.А. Условия воспроизводства гижигинско-камчатской сельди и их взаимосвязь с различными факторами окружающей среды / А.А. Смирнов // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана : сб. науч. трудов / Камчат. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии ; [отв. ред. Ю.П. Дьяков]. – Петропавловск-Камчатский, 2013в. – № 29. – С. 110–115.

Смирнов А.А. Изменение массы гонад нерестовой гижигинско-камчатской сельди в зависимости от основных биологических показателей и уровня численности популяции / А.А. Смирнов // Вестник Северо-Восточного государственного университета / Сев.-Вост. гос. ун-т ; [гл. ред. А.И. Широков]. – Магадан, 2013г. – Вып. 20. – С. 71–73.

Смирнов А.А. Размерный состав североохотоморских сельдей при различных уровнях численности стада / А.А. Смирнов // Чтения памяти академика К.В. Симакова : материалы докл. Всерос. науч. конф. (Магадан, 26–28 нояб. 2013 г.) / Сев.- Вост. науч. центр ДВО РАН ; [отв. ред. И.А. Черешнев]. – Магадан, 2013д. – С. 171–172.

Смирнов А.А. Масса тела по возрастам различных по урожайности поколений гижигинско-камчатской сельди в зависимости от уровня численности популяции / А.А. Смирнов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : тез. докл. XIV междунар. науч. конф., 14–15 нояб. 2013 г., Петропавловск-Камчатский / Камчат. фил. ФГБУН Тихоокеан. ин-та географии ДВО РАН, ФГУП Камчат. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии, Камчат. краевая науч. б-ка им. С.П. Крашенинникова ; [редкол.: А.М. Токранов (отв. ред.) и др.]. – Петропавловск-Камчатский, 2013ж. – С. 285–288.

Смирнов А.А. Возрастной состав преднерестовых скоплений гижигинско-камчатской сельди (северо-восточная часть Охотского моря) в 2012–2013 гг. / А.А. Смирнов // Актуальные вопросы в научной работе и образовательной деятельности : сб. науч. трудов по материалам Междунар. науч.-практ. конф., [Тамбов, октябрь 2013] / М-во образования и науки Рос. Федерации. – Тамбов, 2013з. – Ч. 16. – С. 125–126.

Смирнов А.А. Гижигинско-камчатская сельдь – возобновление крупномасштабного промысла / А.А. Смирнов // Рыбное хоз-во. – 2013и. – № 6. – С. 69–71.

Смирнов А.А. Изменение районов нереста и посленерестового нагула гижигинско-камчатской сельди (Охотское море) по данным авиаучета в июне 2013 г. // Актуальные вопросы в научной работе и образовательной деятельности : сб. науч. трудов по материалам Междунар. науч.-практ. конф. [Тамбов, октябрь 2013] / М-во образования и науки Рос. Федерации. – Тамбов, М-во обр. и науки РФ. – Тамбов, 2013г. – Ч. 16. – С. 124.

Смирнов А.А. Гижигинско-камчатская сельдь (основные черты биологии, распределение, экология, состояние запасов): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Хабаровск, 2013г. – 48 с.

Смирнов А.А. Зависимости объемов вылова, урожайности поколений и сроков начала нерестовых подходов североохотоморских сельдей от ледовых условий / А.А. Смирнов, А.М. Панфилов // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН / Сев.- Вост. науч. центр ; [гл. ред. И.А. Черешнев]. – Магадан, 2013г. – № 2. – С. 57–60.

Смирнов А.А. Увеличение эффективности освоения запасов гижигинско-камчатской сельди при изменении режима ее эксплуатации / А.А. Смирнов // Экономические и управленческие аспекты рационального использования биологических ресурсов Тихого океана : материалы Междунар. науч.-практ. конф. / Федер. агентство по рыболовству, Дальневост. гос. техн. рыбохоз. ун-т (Дальрыбвтуз). – Владивосток, 2014. – № 1. С. 3–4.

Снытко В.А. Морские окуни северной части Тихого океана / В.А. Снытко ; [Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центр (ТИНРО-Центр)]. – Владивосток, 2001. – 468 с.

Соколов В.А. Причины возникновения двух районов обитания молоди сахалино-хоккайдской сельди / В.А. Соколов // Вопр. ихтиологии. – М., 1962. – Т. 2. – Вып. 3. – С. 373–379.

Стасенкова Н.И. Влияние климатической системы на промысел и динамику численности чешско-печорской сельди / Н.И. Стасенкова // Теория и практика комплексных морских исследований в интересах экономики и безопасности российского Севера : тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф. (Мурманск, 15–17 марта 2005 г.) – Мурманск, 2005. – С. 145–147.

Стрелков Ю.А. Эндопаразитические черви морских рыб восточной Камчатки: материалы по паразитологии рыб дальневосточных морей / Ю.А. Стрелков // Труды Зоол. ин-та Рос. акад. наук. – Л., 1960. – Т. 28. – С. 147–149.

Суховеева М.В. Видовой состав и распределение макрофитов в районах размножения сельди у северо-западного побережья Охотского моря / М.В. Суховеева // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1976. – Т. 100. – С. 144–149.

Тихенко С.А. Рыбные промыслы Дальнего Востока в 1913 г. / С.А. Тихенко // Материалы к познанию русского рыболовства. – 1915. – Т. 4. – Вып. 7. – 68 с.

Токранов А.М. Размерно-половая структура рогатковых рыб рода *Triglops (Cottidae)* в прибрежных водах Камчатки / А.М. Токранов // Вопр. ихтиологии. – М., 1995. – Т. 35. – № 1. – С. 134–136.

Токранов А.М. Размерно-половая структура звездчатой камбалы *Platichthys stellatus* в эстуарии р. Большая (западная Камчатка) / А.М. Токранов // Вопр. ихтиологии. – М., 1996. – Т. 36. – № 2. – С. 282–284.

Трофимов И.К. Плодовитость сельди оз. Нерпичье / И.К. Трофимов // Экология морских и пресноводных экосистем: тез. докл. конф. молодых ученых / Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центр (ТИНРО-Центр), Совет молодых ученых ; [отв. ред.: С.В. Суховерхов, А.А. Байталюк]. – Владивосток, 1995. – С. 82–83.

Трофимов И.К. О питании тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* камчатских озер Нерпичье и Виллой в морской и пресноводный период жизни / И.К. Трофимов // Вопр. ихтиологии. – 1999. – Т. 39, № 3. – С. 375–383.

Трофимов И.К. Некоторые проблемы исследований сельди *Clupea Pallasii*, обитающей у берегов Камчатки / И.К. Трофимов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и

- прилегающих морей : тез. докл. науч. конф. (Петропавловск-Камчатский, 27–28 ноября 2002 г.). – Петропавловск-Камчатский, 2002. – С. 243–244.
- Трофимов И.К.** Наблюдения за нерестовыми подходами сельди вблизи устьев рек Хайрюзовой и Японки (западное побережье Камчатки) / И.К. Трофимов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей : тез. докл. IV научной конф. (Петропавловск-Камчатский, 22–24 ноября 2004 г.). – Петропавловск-Камчатский, 2004. – С. 248–249.
- Трофимов И.К.** О влиянии температуры и солености воды, качества нерестового субстрата на размножение тихоокеанской сельди / И.К. Трофимов // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2006а. – Т. 146. – С. 111–121.
- Трофимов И.К.** О плодовитости тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* озер Нерпичье, Калагирь и Виллой (восточная Камчатка) / И.К. Трофимов // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2006б. – Т. 146. – С. 158–174.
- Трофимов И.К.** Особенности нереста сельди у берегов Западной Камчатки и рекомендации для ее контрольного лова ставными неводами / И.К. Трофимов, А.А. Бонк, П.М. Василец // Прибрежное рыболовство XXI век : тез. Междунар. науч.-практ. конф. – Южно-Сахалинск, 2001. – С. 147–148.
- Трофимов И.К.** Сроки нереста гижигинско-камчатской сельди в связи с биомассой стада / И.К. Трофимов, А.А. Смирнов // Ранние этапы развития гидробионтов как основа формирования биопродуктивности и запасов промысловых видов в мировом океане : материалы Всерос. конф., [Москва, 2001]. – М., 2001. – С. 272–274.
- Тюрнин Б.В.** К вопросу о запасах охотской сельди / Б.В. Тюрнин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1965а. – Т. 59. – С. 71–81.
- Тюрнин Б.В.** Материалы по биологической характеристике сельди Аянского района / Б.В. Тюрнин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1965б. – Т. 59. – С. 82–91.
- Тюрнин Б.В.** О продолжительности стадий и этапов эмбрионального периода развития охотской сельди / Б.В. Тюрнин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1967. – Т. 61. – С. 196–204.
- Тюрнин Б.В.** Приближенный прогноз величины улова охотской сельди / Б.В. Тюрнин // Рыб. хоз-во. – 1970. – № 1. – С. 9–11.
- Тюрнин Б.В.** Возрастная структура нерестовой популяции охотского стада сельди / Б.В. Тюрнин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1973а. – Т. 86. – С. 3–11.
- Тюрнин Б.В.** Нерестовый ареал охотской сельди / Б.В. Тюрнин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1973б. – Т. 86. – С. 12–21.
- Тюрнин Б.В.** Структура нерестовой популяции сельди северо-западной части Охотского моря, ее динамика и биологические основы прогнозирования улова: дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток. 1975. – 221 с.
- Тюрнин Б.В.** О причинах снижения запасов охотской сельди и мерах по их восстановлению / Б.В. Тюрнин // Биол. моря. – 1980. – № 2. – С. 69–74.
- Тюрнин Б.В.** Некоторые биологические основы регулирования промысла охотской сельди / Б.В. Тюрнин, Е.Я. Елкин // Рыбное хоз-во. – М., 1977. – № 4. – С. 14–17.
- Тюрнин Б.В.** Меры по рациональному использованию запасов охотской сельди / Б.В. Тюрнин, Е.Я. Елкин // Рыбное хоз-во. – М., 1984. – № 11. – С. 17.
- Фадеев Н.С.** О причинах длительной депрессии сахалино-хоккайдской сельди / Н.С. Фадеев // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2003. – Т. 134. – С. 168–175.
- Фадеев Н.С.** Справочник по биологии и промыслу рыб северной части Тихого океана / Н.С. Фадеев. – Владивосток, 2005. – 366 с.
- Фадеев Н.С.** Обзор промысла минтая / Н.С. Фадеев, В. Веспестад // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2001. – Т. 128. – С. 75–91.
- Фархутдинов Р.К.** Экология воспроизводства, динамика численности и состояние запасов охотской сельди: дис. ... канд. биол. наук. – Хабаровск, 2005а. – 220 с.

Фархутдинов Р.К. Межгодовая изменчивость эффективности воспроизводства и урожайности поколений охотской сельди / Р.К. Фархутдинов // Наука Северо-Востока России – начало века : материалы Всерос. науч. конф. – Магадан, 2005б. – С. 427–430.

Фархутдинов Р.К. Особенности нереста охотской сельди / Р.К. Фархутдинов, Ю.В. Леонов, В.А. Пастырев // Рыбное хоз-во. – М., 1989. – № 11. – С. 19–21.

Федотова Е.А. Изменение темпа роста балтийской сельди в экономической зоне Литвы Балтийского моря / Е.А. Федотова, К.В. Тылик // Рыбное хоз-во. – М., 2009. – № 2. – С. 62–64.

Фигуркин А.Л. Циркуляция вод западнокамчатского шельфа весной 1983–1995 гг. / А.Л. Фигуркин // Комплексные исследования экосистемы Охотского моря / ВНИРО. – М., 1997. – С. 25–29.

Фигуркин А.Л. Океанологические условия шельфа и склона Охотского моря в холодную половину года и их влияние на нерест минтая: дис. ... канд. геогр. наук. – Владивосток, 2003. – 157 с.

Фигуркин А.Л. Ледовитость как индикатор термического состояния придонных вод северной части Охотского моря / А.Л. Фигуркин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2006. – Т. 145. – С. 259–270.

Фигуркин А.Л., Смирнов А.А. Фоновые условия в районах зимовки и нереста гижигинско-камчатской сельди // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН / Сев.-Вост. науч. центр ; [гл. ред. И.А. Черешнев]. – Магадан, 2008а. – № 3. – С. 46–54.

Фигуркин А.Л., Смирнов А.А. Влияние фоновых условий на сроки нереста и плодовитость гижигинско-камчатской сельди // Материалы XIV конференции по промысловой океанологии и промысловому прогнозированию (Калининград, 8–13 сент. 2008 г.) / Федер. агентство по рыболовству, Межведомств. ихтиол. комиссия (МИК), ФГУП Всерос. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии (ВНИРО), ФГУП Атлант. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии (АТЛАНТНИРО). – Калининград, 2008б. – С. 180–182.

Фридлянд И.Г. Личинки и мальки сельди в водах юго-западного побережья острова Сахалин / И.Г. Фридлянд // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1950. – Т. 32. – С. 157–158.

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

Фролов А.И. О локальных формах сахалинской сельди / А.И. Фролов // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1950. – Т. 32. – С. 65–71.

Фролов А.И. Новый район нагула сельди в Охотском море / А.И. Фролов // Рыбное хоз-во. – М., 1957. – № 3. – С. 51–55.

Фролов А.И. Морфологическая характеристика сельдей вод Сахалина / А.И. Фролов // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1964. – Т. 55. – С. 39–53.

Фролов А.И. Распределение и условия обитания озерных сельдей в водах Сахалина / А.И. Фролов // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1968. – Т. 65. – С. 20–34.

Харитоновна О.А. К вопросу о распределении нагульной сельди в северной части Охотского моря / О.А. Харитоновна // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1965а. – Т. 59. – С. 92–98.

Харитоновна О.А. Эхометрическая съемка скоплений охотской сельди в ноябре 1963 г. / О.А. Харитоновна // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1965б. – Т. 59. – С. 99–101.

Харитоновна О.А. О поведении и распределении охотской нагульной сельди в 1961 и 1962 гг. / О.А. Харитоновна // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1967а. – Т. 61. – С. 205–210.

Харитоновна О.А. О влиянии условий нагула и физиологического состояния охотской сельди на сроки скосячивания / О.А. Харитоновна // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1967б. – Т. 61. – С. 211–215.

Харитонова О.А. Биологическая характеристика, особенности распределения и поведения охотской сельди в период нагула: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Магадан. 1967г. – 20 с.

Хен Г.В. Особенности гидрологических условий в северной части Охотского моря во второй половине 90-х гг. / Г.В. Хен, Н.С. Ванин, А.Л. Фигуркин // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2002. – Т. 130. – С. 12–31.

Христофорова Н.К. Экологические проблемы региона Дальний Восток / Н.К. Христофорова. – Владивосток – Биробиджан : Хабаров. кн. изд-во. –2005. – 304 с.

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

Чернышев Д.Ю. Распределение сельди в смешанных скоплениях северной части Охотского моря в осенний период / Д.Ю. Чернышев, А.А. Смирнов, С.Л. Марченко // V региональная конференция по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии студентов, аспирантов и молодых ученых, 21–24 нояб. 2002 г., г. Владивосток : тез. докл. / Дальневост. гос. ун-т (Акад. экологии, морской биологии и биотехнологии), Ин-т биологии моря ДВО РАН. – Владивосток, 2002. – С. 124–125.

Чернявский В.И. О зависимости уловов охотской нагульной сельди от температуры воды / В.И. Чернявский // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1970а. – Т. 71. – С. 51–58.

Чернявский В.И. О причинах высокой биологической продуктивности северной части Охотского моря / В.И. Чернявский // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1970б. – Т. 71. – С. 13–22.

Чернявский В.И. Циркуляционные системы Охотского моря / В.И. Чернявский // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1981. – Т. 105. – С. 13–19.

Чернявский В.И. Распределение температуры воды в заливе Шелихова (многолетний аспект) : отчет / В.И. Чернявский // Архив. – Магадан, 1987. – 53 с. – № 2270.

Чернявский В.И. Некоторые данные о поведении охотской нагульной сельди в зависимости от условий среды / В.И. Чернявский // Рыбное хоз-во. – М., 1968. –№ 3. – С. 10–13.

Чернявский В.И. Основные продуктивные зоны Охотского моря / В.И. Чернявский, В.А. Бобров, Н.Н. Афанасьев // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1981. – Т. 105. – С. 20–25.

Четвергов А.В. Динамика биомассы и некоторые особенности распределения сельди на западнокамчатском шельфе / А.В. Четвергов, А.В. Винников, О.С. Куцак // Рыбохозяйственная наука на пути в XXI век : тез. докл. Всерос. конф. молодых ученых (Владивосток, 21–23 мая 2001 г.) / Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центр (ФГУП «ТИНРО-Центр»). – Владивосток, 2001. – С. 58–60.

Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб / Н.И. Чугунова. – М. : Изд-во АН СССР, 1959. – 164 с.

Чучукало В.И. Питание и пищевые отношения nekтона и nekтобентоса в дальневосточных морях / В.И. Чучукало ; Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центр (ФГУП «ТИНРО-Центр»). – Владивосток, 2006. – 484 с.

Чучукало В.И. Питание некоторых планктоноядных рыб в Охотском море в летний период / В.И. Чучукало, А.Я. Ефимкин, В.В. Лапко // Биология моря. – Владивосток, 1995. – Т. 21. – С. 132–136.

Чучукало В.И. Питание донных рыб на шельфе и материковом склоне северной части Охотского моря летом 1997 года / В.И. Чучукало, В.В. Лапко, Н.А. Кузнецова, А.М. Слабинский, В.В. Напазаков, В.А. Надточий, В.Н. Кобликов, О.И. Пущина // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1999. – Т. 126. – С. 24–27.

Чучукало В.И. Руководство по изучению питания рыб / В.И. Чучукало, А.Ф. Волков ; Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центр (ФГУП «ТИНРО-Центр»). – Владивосток, 1986. – 32 с.

Шагинян Э.Р. О роли зоопланктона в прогнозировании скоплений сельди в северо-западной части Берингова моря: тез. докл. на Всесоюз. конф. по теории численности и рационального использования стад промысловых рыб (Москва, октябрь 1987 г.) / Э.Р. Шагинян ; Федер. гос. унитар. предприятие Всерос. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии (ФГУП «ВНИРО»). – М., 1987. – С. 332–333.

Шатилина Т.А. Особенности атмосферной циркуляции и климата на Дальнем Востоке в начале XI века / Т.А. Шатилина, Г.И. Анжина // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2008. – Т. 152. – С. 225–239.

Шебанова М.А. Закономерности сезонного распределения *Neocalanus plumchrus*, *N. cristatus* и *Eucalanus bungii* (Copepoda: Calanoida) в эпипелагиали Охотского моря / М.А. Шебанова // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1996. – Т. 122. – С. 342–360.

Шебанова М.А. Распределение и возрастной состав *Metridia okhotensis* и *M. pacifica* (Copepoda: Calanoida) в эпипелагиали Охотского моря / М.А. Шебанова // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1997. – Т. 122. – С. 361–373.

Шебанова М.А. Распределение биомассы и жизненный цикл *Oithona similis* в Охотском море / М.А. Шебанова // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1998а. – Т. 124. – С. 554–563.

Шебанова М.А. Закономерности сезонного распределения *Calanus glacialis* (Copepoda; Calanoida) в эпипелагиали Охотского моря / М.А. Шебанова // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1998б. – Т. 124. – С. 563–570.

Шебанова М.А. Распределение и возрастной состав *Neocalanus plumchrus* и *Neocalanus flemingeri* в весенне-летний период в Охотском море / М.А. Шебанова // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2003. – Т. 135. – С. 178–189.

Шершенков С.Ю. Изучение запасов, промысел и прогнозирование ОДУ североохотоморского минтая / С.Ю. Шершенков, Ю.К. Семенов, А.А. Смирнов // Состояние рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря : сб. науч. трудов / Федер. агентство по рыболовству РФ, Федер. гос. унитар. предприятие «Магадан. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии» ; под ред. В.В. Волобуева. – Магадан, 2009. – Вып. 3. – С. 349–365.

Шмидт П.Ю. Рыбы восточных морей Российской Империи / П.Ю. Шмидт. – СПб., 1905. – 466 с.

Шмидт П.Ю. Миграции рыб / П.Ю. Шмидт. – М.-Л. : Биомедгиз, 1935. – 328 с.

Шунтов В.П. Биологические ресурсы Охотского моря / В.П. Шунтов. – М. : Агропромиздат, 1985. – 224 с.

Шунтов В.П. Состояние изученности многолетних циклических изменений численности рыб дальневосточных морей / В.П. Шунтов // Биология моря. – 1986. – № 3. – С. 3–14.

Шунтов В.П. Еще раз о проблеме глобального потепления и его влияние на биоту дальневосточных морей / В.П. Шунтов // Рыбное хоз-во. – М., 1993. – № 6. – С. 39–41.

Шунтов В.П. Состояние пелагических нектонных сообществ дальневосточных морей / В.П. Шунтов // Рыбное хоз-во. – М., 1996. – № 1. – С. 35–37.

Шунтов В.П. Перестройки в пелагических экосистемах Охотского моря – реальный факт / В.П. Шунтов // Рыбное хоз-во. – М., 1998. – № 1. – С. 25–27.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России / В.П. Шунтов ; Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центр (ФГУП «ТИНРО-Центр»). – Владивосток, 2001. – Т. 1. – 580 с.

Шунтов В.П. Биологические ресурсы дальневосточной российской экономической зоны: структура пелагических и донных сообществ, современный статус, тенденции многолетней динамики / В.П. Шунтов, В.И. Радченко, Е.П. Дулепова, О.С. Темных // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1997. – Т. 122. – С. 3 – 16.

Шунтов В.П. Новые данные о состоянии пелагических экосистем Охотского и Японского морей / В.П. Шунтов, И.В. Волвенко, А.Ф. Волков и др. // Известия ТИНРО. – Владивосток, 1998. – Т. 124. – С. 139–177.

Шунтов В.П. Результаты мониторинга и экосистемного изучения биологических ресурсов дальневосточных морей России (1998–2002) / В.П. Шунтов, Л.Н. Бочаров, Е.П. Дулепова и др. // Известия ТИНРО. – Владивосток, 2003. – Т. 132. – С. 3–26.

Юдович Ю.Б. Промысловая разведка рыбы / Ю.Б. Юдович, А.А. Барал. М. : – М. : Пищ. пром-сть, 1968. – 304 с.

Юдович Ю.Б. Промысловая разведка рыбы / Ю.Б. Юдович. – М. : Пищ. пром-сть, 1974. – 240 с.

Юнчис О.Н. Влияние погодных условий разных лет на зараженность молоди плотвы озера Врево отдельными паразитами / О.Н. Юнчис // Известия ГосНИОРХ. – 1975. – Т. 80. – С. 75–88.

Юсупов Р.Р. Морфо-биологическая характеристика полярной камбалы *Liopsetta glacialis* (Pleuronectidae, Pleuronectiformes) Тауйской губы (северная часть Охотского моря) / Р.Р. Юсупов, И.Д. Басов // Вестник Северо-Восточного научного центра ДВО РАН / Сев.-Вост. науч. центр ; [гл. ред. И.А. Черешнев]. – Магадан, 2005. – № 2. – С. 48–55.

Юсупов Р.Р. Эмбриональное развитие тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Тауйской губы Охотского моря / Р.Р. Юсупов, Е.В. Кащенко // Фундаментальные и прикладные проблемы науки : материалы VII междунар. симпозиума / Российская академия наук. – М., 2012а. – Т. 3. – С. 185–194.

Юсупов Р.Р. Размножение и развитие тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Тауйской губы (северная часть Охотского моря) / Р.Р. Юсупов, Е.В. Кащенко // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана : сб. науч. трудов / Камчат. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва и океанографии. – Петропавловск-Камчатский, 2012б. – Вып. 27. – С. 56–68.

Якунин Л.П. Ледовые исследования на дальневосточных морях / Л.П. Якунин // Труды Дальневост. науч.-исслед. ин-та. – Владивосток, 1979. – Вып. 77. – С. 102–107.

Armstrong M., Cadrin S. Morphometric variation among spawning groups of the Gulf of Maine-Georges Bank herring complex // Proceedings of the Symposium Herring 2000: Expectations for a New Millennium, February, 2000, Anchorage, Alaska, USA, University of Alaska Sea Grant College Program. – 2001. – P. 575–590.

Alderdice D.F., Velsen F.P. Some effects of salinity and temperature on early development of Pacific herring (*Clupea pallasii*) // J. Fish. Res. Board Can. – 1971. – Vol. 28. – № 10. – P. 1545–1562.

Barton L., Steinhoff D. Assessment of spawning herring (*Clupea harengus pallasii*) stocks at selected coastal areas in the eastern Bering sea // Inform Leaflet. – 1980. – № 187. – P. 60.

Cardinale M., Arrhenius F. Is the decrease in Growth rate of Atlantic herring in the Baltic Sea density-dependent? // Proceedings of the Symposium Herring 2000: Expectations for a New Millennium, February, 2000, Anchorage, Alaska, USA, University of Alaska Sea Grant College Program. – 2001. – P. 153–154.

Enberg K., Jorgensen C., Mandel M. Fishing-induced evolution and changing reproductive ecology of fish: the evolution of steepness // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2010. – Vol. 67. – № 10. – P. 1708–1719.

Hay D.E., McCarter P.B., Daniel K.S. Tagging of Pacific herring *Clupea pallasii* from 1936–1992: a review with comments on homing, geographic fidelity, and straying // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 2001. – Vol. 58. – P. 1356–1370.

Kitahama H. The secular variation of the total length of spring herring *Clupea pallasii* C. et V. in the western coast of Hokkaido // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. – 1955. – Vol. 21. – № 8. – P. 915–920.

- Melnikov I.V., Loboda S.V.** Interannual variation of the Pacific herring stocks in the Okhotsk Sea in connection with last years cooling // PICES Sci. Rep. – 2004. – № 26. – P. 127–131.
- Megrey B., Rose K., Schweigert J., Hay D., Werner F., Yamanaka Y., Ito S.** Geographic variation in Pacific herring growth and population responses to regime shifts in the North Pacific basin // PICES: International Symposium on «Climate change effects on fish and fisheries» 26–29 April, 2010, Sendai, Japan. – 2010. – P. 107.
- Motoda S., Hirano Y.** Review of Japanese herring investigations // Ext. Du Rapp. Proc. Verbaux. – 1963. – Vol. 154. – P. 240–261.
- Norcross B., Brown E.** Effect of herring egg distribution and environmental factors on year-class strength and adult distribution: preliminary results from Prince William Sound, Alaska // Proceedings of the Symposium Herring 2000: Expectations for a New Millennium, February, 2000, Anchorage, Alaska, USA, University of Alaska Sea Grant College Program. – 2001. – P. 535–558.
- Groger J., Grohsler T.** Comparative analysis of alternative statistical models for differentiation of herring stocks based on meristic characters // J. Appl. Ichtyol. – 2001. – № 5. – P. 207–219.
- Purcell J.** Soft-bodied zooplankton predators and competitors of larval herring (*Clupea harengus pallasii*) at herring ground in British Columbia // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1990. – Vol. 47 – № 3. – P. 505–515.
- Radchenko V.I., Melnikov I.V.** Present state of Okhotsk herring population after large-scale fishery resumption // Proceedings of the Symposium Herring 2000: Expectations for a New Millennium, February, 2000, Anchorage, Alaska, USA, University of Alaska Sea Grant College Program. – 2001. – P. 689–702.
- Roy R., Norcross B.** Temperature effects on zooplankton assemblages and juvenile herring feeding in Prince William Sound, Alaska // Proceedings of the Symposium Herring 2000: Expectations for a New Millennium, February, 2000, Anchorage, Alaska, USA, University of Alaska Sea Grant College Program. – 2001 – P. 21–35.
- Rothschild B.J.** Sensitivity of fish and other populations to environmental fluctuation // ICES Mar. Sci. Symp. – 1992. – № 195. – P. 326–330.
- Schweigert J., Haegle C.** Estimates of egg loss in Pacific herring spawning beds and its impact on stock assessments // Proceedings of the Symposium Herring 2000: Expectations for a New Millennium, February, 2000, Anchorage, Alaska, USA, University of Alaska Sea Grant College Program. – 2001. – P. 489–508.
- Schweigert J., Boldt J., Flostrand L., Olesiuk P., Dressel S., Watanabe R.** Differing response of herring stocks to ecosystem forcing in the California and Gulf of Alaska Current systems // PICES: International Symposium on «Climate change effects on fish and fisheries» 26–29 April, 2010, Sendai, Japan. – 2010. – P. 121.
- Slotte A.** Factors influencing location and time of spawning in Norwegian spring-spawning herring: an evaluation of different hypotheses // Proceedings of the Symposium Herring 2000: Expectations for a New Millennium, February, 2000, Anchorage, Alaska, USA, University of Alaska Sea Grant College Program. – 2001. – P. 255–278.
- Slotte A., Fiksen O.** State-dependent spawning migration in Norwegian spring-spawning herring // J. Fish Biol. – 2000. – № 1. – P. 138–162.
- Smirnov A.** Overview of Gizhiga-Kamchatka herring stocks // Pacific Rim Fisheries Update. USA. – 2000a. – Vol. 9. – №. 43. – P. 7–9.
- Smirnov A.** Gizhiga-Kamchatka herring: stock level and the outlook for exploration // Abs. internat. symp. «Herring 2000». Anchorage, Alaska, USA. – 2000b. – P. 52.
- Smirnov A.** Gizhiga-Kamchatka herring stock level and catch potential // Proceedings of the Symposium Herring 2000: Expectations for a New Millennium, February, 2000, Anchorage, Alaska, USA, University of Alaska Sea Grant College Program. – 2001. – P. 635–643.

Smirnov A. Correlation of pollack and herring yield broods inhabiting the northern part of the Sea of Okhotsk // Abs. internat. symp. «North Pacific Marine Science Organization Fourteenth annual meeting» (PICES) – 2012. – P. 77.

Smirnov A., Panfilov A. North Sea of Okhotsk herring: fisheries and status // Pacific Rim Fisheries Update. USA. – 2001. – Vol. 10. – №. 49. – P. 10–12.

Smirnov A., Shershenkov S., Panfilov A., Semenov Yu. Contingency of changes in spawning stocks of herring and walleye pollock in the North Sea of Okhotsk // Pacific Rim Fisheries Update – 2004. – Vol. 13. – №. 62. – P. 8–9.

Smirnov A.A., Vakotov A.V., Figurkin A.L. Changes of increase growth rates and fecundity of the Gizhiga-Kamchatka herring (*Clupea pallasii* Valenciennes, 1847), living in a northeast part of Sea of Okhotsk in connection with fluctuations of water temperature benthic layer around their wintering grounds // PICES: International Symposium on «Climate change effects on fish and fisheries». 26–29 April. 2010. Sendai, Japan. – 2010. – P. 67.

Smirnov A.A., Vakotov A.V. Change of the migration scheme of larval herring in connection with transformation of directions and forces of the currents caused by climatic factors in the northern Sea of Okhotsk // Abs. internat. symp. «North Pacific Marine Science Organization Fourteenth annual meeting» (PICES) – 2010. – P. 180.

Stephenson R. Power diel vertical movements of Atlantic herring in relation to food availability and abundance // Proc. Int. Herring symp., Oct. 1990. Anchorage, Alaska USA. Alaska Sea Grant Report. – 1991. – P. 73–83.

Sturdevant M.V., Brase A.L.J., Hylbert L.B. Feeding habits, prey fields and potential competition of young-of-the year walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) and Pacific herring (*Clupea pallasii*) in Prince William Sound, Alaska 1994–1995 // Fish. Bull. – 2001. – № 3. – P. 482–501.

Sugaya T., Sato M., Yokoyama E. et al. Population genetic structure and variability of Pacific herring *Clupea pallasii* in the stocking area along the Pacific coast of northern Japan // Fish. Sci. – 2008. – Vol. 74. – P. 579–588.

Trofimov I., Smirnov A. The peculiarities of the linear growth in the pacific herring from the northeast part of the sea of Okhotsk // North Pacific Marine Science Organization, Tenth annual meeting, Victoria, B.C., Canada, October 5–13. – 2001 – P. 172.

Walters C., Juanes F. Recruitment limitation as a consequence of natural selection for use of restricted feeding habitats and predation risk taking by juvenile fishes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. – 1993. – Vol. 50. – № 10. – P. 2058–2070.

Watanabe Y., Hiyma Y., Watanabe C., Takayana Sh. Inter-decadal fluctuation in length-at-age of Hokkaido-Sakhalin herring and Japanese sardine in the Sea of Japan // PICES Sci. Rep. – 2002. – №. 20. – P. 63–66.

Wespestad V.G. Pacific herring population dynamics, early life history, and recruitment variation relative to eastern Bering Sea oceanographic factors: Ph. D. Dissertation. Univ. of Washington. – Seattle. – 1991. – 235 p.

Wildes S.L., Vollenweider J.J., Nguyen H.T., Guyon J.R. Genetic variation between outer-coastal and fjord populations of Pacific herring (*Clupea pallasii*) in the eastern Gulf of Alaska // Fish. Bull. – 2011. – Vol. 109. – P. 382–393.

Vakotov A.V., Michailov V.I., Smirnov A.A. The present condition of the ecosystem in Taiu Bay in the Sea of Okhotsk // Abstracts an internat. symp. «North Pacific Marine Science Organization Fourteenth annual meeting» (PICES). – 2010. – P. 62.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Возрастной состав гижигинско-камчатской сельди в нерестовый период, %

Год	Возраст, лет																Экз.	Средний возраст
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16				
1978	–	4,5	46,1	5,6	36,7	3,9	1,9	1	0,2	–	–	0,1	–	–	–	978	6,0	
1979	–	24,8	7,5	25,1	6,4	29,9	3,3	1,8	0,9	0,2	0,1	–	–	–	–	1022	6,3	
1980	–	0,4	27,9	5	28,9	5,7	27,5	2,7	1,1	0,8	–	–	–	–	–	1050	7,2	
1981	–	2,9	20,9	36,9	7,6	17,9	3,8	8,4	0,7	0,2	0,6	0,1	–	–	–	800	6,7	
1982	0,1	23,9	5,4	5,9	10,2	8,9	20,5	6,2	13,6	2,7	1,5	1	0,1	–	–	841	7,6	
1983	–	1	4,8	2,9	5,6	11,6	13,6	36,8	8,1	10,8	1,5	1,9	1	0,4	–	830	9,5	
1984	–	0,1	4,2	5,2	2,4	6	11,6	31,6	21,1	6,3	7,9	1,5	0,8	1,3	–	795	10	
1985	–	2,9	12,8	8,7	8,1	4,2	5,4	10,9	27	5,4	3,3	9,3	1	1	–	938	9,4	
1986	0,9	12	21,5	10,6	8,7	8,3	6,9	11,1	9,3	6,6	2,4	1	0,7	–	–	1049	7,6	
1987	0,1	9,6	4,8	5,7	7,2	10,3	13,5	17	17,2	10	3,3	0,9	0,3	0,1	–	2120	8,9	
1988	–	1,7	24,3	8,7	6,6	6,9	10,8	13,5	12,2	10,1	3,6	1,2	0,4	–	–	1385	8,4	
1989	0,5	3,1	16,3	23,5	6,7	7,2	5,3	7,9	17,5	2,6	7,6	0,7	1,1	–	–	833	8,2	
1990	0,2	17,9	5,5	10,1	12,2	3,8	4,9	8,6	9,6	17,0	4,5	5,4	0,3	–	–	833	8,6	
1991	0,2	3,7	17,3	7,2	11	10,6	3,3	7,5	7,5	7,5	15,7	2,4	5,7	0,4	–	1710	9,1	
1992	–	2,1	6,2	23,3	10,7	10,8	13	5,2	6,8	7,4	6,2	6,6	1,2	0,5	–	747	8,7	
1993	–	2,3	24,6	17,7	21,2	5,1	6,5	6	2,6	4,4	3,9	2,1	3	0,6	–	1558	7,6	
1994	–	7,5	2,1	19,8	9,9	19,5	5,4	8	10,8	4,4	4,9	4	1,9	1,8	–	850	8,6	
1995	0,1	4,7	8,1	6,6	32,4	8,8	13,3	3,7	6,2	5,7	3,2	3,4	2,5	1,3	–	1393	8,4	
1996	–	0,6	10,9	13,9	13,2	18,6	13,9	9,5	6,7	6,8	3,8	1,7	0,3	0,1	–	2290	8,4	
1997	3,2	6	6,4	11,6	14,1	16,2	14,9	9,4	6	7,3	3,2	1,4	0,2	0,1	–	886	8,1	

Год	Возраст, лет																Экз.	Средний возраст
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16				
1998	–	6,3	14,4	18,6	17,7	14,7	9,6	8,6	4,9	3,6	1,3	0,2	0,1	–	1489	7,4		
1999	–	3,3	20,2	21,4	12,6	13,3	11,4	10	3,2	2,3	1,3	0,8	0,2	–	1601	7,4		
2000	–	1,8	8,6	27,4	27,4	13,2	10,8	6,5	2,1	1	0,9	0,2	0,1	–	1353	7,3		
2001	–	1,7	1,8	9	27,7	31,9	13,5	8,9	3	1,7	0,5	0,3	0	–	5096	7,9		
2002	0,1	1,3	6,5	5,6	11,7	32,1	24,3	10,9	4,1	2,1	0,9	0,3	0,1	–	3596	8,3		
2003	–	3,8	2	14,3	9	16,9	33,6	13,2	4,5	1,5	0,9	0,3	–	–	1700	8,3		
2004	–	2,8	2,5	4,2	11,1	15,8	26,9	26,8	6,8	2,1	0,8	0,1	0,1	–	3860	8,8		
2005	–	3,4	7,9	8,6	8,4	15,2	20,8	21,6	9,6	3,3	0,9	0,1	0,1	0,1	3436	8,4		
2006	–	0,2	2,7	10	8,8	10,9	20,5	27,5	14,4	3,6	1	0,3	0,1	–	5610	8,9		
2007	0,5	11,5	15,5	16,8	13,8	12	14	11,7	3	0,6	0,4	0,1	0,1	–	2400	7,1		
2008	1,9	27,8	19,8	13,7	9,1	6,4	7,2	6,7	5,1	1,0	0,7	0,6	–	–	2927	6,3		
2009	7,7	21,2	17,0	12,9	11,0	12,2	8,4	5,4	2,9	0,8	0,5	–	–	–	1100	6,2		
2010	–	1,0	4,1	11,5	20,7	19,3	17,3	13,5	8,7	2,9	1,0	–	–	–	2173	8,2		
Среднее	0,3	5,7	10,1	11,6	14,0	15,1	14,9	13,4	7,5	3,7	2,1	1,0	0,5	0,1	59249	8,1		

Размерный состав нерестовой гижигинско-камчатской сельди по годам наблюдений (%)

Год	Длина тела по Смитту, см																Экз.	Средняя длина						
	15,6- 16,5	16,6- 17,5	17,6- 18,5	18,6- 19,5	19,6- 20,5	20,6- 21,5	21,6- 22,5	22,6- 23,5	23,6- 24,5	24,6- 25,5	25,6- 26,5	26,6- 27,5	27,6- 28,5	28,6- 29,5	29,6- 30,5	30,6- 31,5			31,6- 32,5	32,6- 33,5	33,6- 34,5	34,6- 35,5	35,6- 36,5	36,6- 37,5
1978	-	-	-	0,1	-	0,51	1,53	6,13	14,01	15,34	15,44	22,8	17,18	5,42	1,23	0,31	-	-	-	-	-	-	978	26,14
1979	-	-	-	-	-	1,23	4,5	6,54	6,91	7,03	11,29	20,36	24,68	13,7	3,33	0,37	0,06	-	-	-	-	-	1621	26,66
1980	-	-	-	-	-	0,06	0,17	0,41	2,83	10,96	17,38	16,73	23,59	20,06	7,35	0,44	0,03	-	-	-	-	-	3430	27,42
1981	-	-	-	-	-	0,04	0,27	1,38	4,99	9,63	15,88	18,6	17,72	19,45	10,05	1,88	0,08	0,04	-	-	-	-	2607	27,43
1982	-	-	-	0,1	0,29	1,33	6,29	7,24	6,57	2,95	2,76	7,33	14,95	20,95	19,24	8,76	1,24	-	-	-	-	-	1050	27,61
1983	-	-	-	-	0,14	0,14	-	0,14	0,55	1,51	3,15	5,48	11,78	30,82	28,63	14,38	2,88	0,41	-	-	-	-	730	29,29
1984	-	-	-	-	-	-	-	-	0,09	0,9	1,71	5,41	7,94	19,03	33,81	24,17	6,31	0,63	-	-	-	-	1109	29,81
1985	-	-	-	0,06	-	-	0,75	0,94	2,13	3,75	4,13	6,25	8,69	12,13	21,76	26,45	11,19	1,63	0,06	0,06	-	-	1599	29,5
1986	-	0,04	0,04	0,02	0,1	0,26	0,96	2,55	4,38	4,08	3,55	3,53	6,36	9,75	12,65	23,43	20,31	7,59	0,31	0,08	0,02	-	5097	29,7
1987	0,06	0,12	0,09	0,03	0,37	1,12	1,68	2,06	1,59	2,12	2,68	2,68	3,99	8,44	19,07	27,07	21,25	4,92	0,56	0,06	0,03	-	3210	29,91
1988	-	-	-	-	-	0,3	0,21	1,15	5,56	9,26	7,22	5,18	5,4	5,4	8,58	20,94	20,35	9,3	1,1	0,04	-	-	2354	29,46
1989	-	-	0,2	0,46	0,4	0,46	1,26	4,3	10,26	7,35	8,6	11,12	7,21	5,23	5,36	9,27	15,49	11,05	1,85	0,13	-	-	1511	28,45
1990	-	-	0,08	0,08	0,67	2,08	3,5	3,42	5,5	8,5	8,25	6,83	3,83	3,25	6,75	13	17	13,58	3,17	0,5	-	-	1200	28,89
1991	-	-	0,06	0,11	0,06	0,11	0,23	1,65	2,72	4,14	4,94	7,83	9,76	7,95	6,13	7,72	12,49	18,56	12,03	3,29	0,11	0,11	1762	30,35
1992	-	-	-	-	0,42	1,72	2,38	1,49	2,32	4,4	6,66	10,64	11,18	11,18	8,44	9,81	10,46	10,4	7,13	1,19	0,18	-	1682	29,25
1993	-	-	-	0,03	0,03	0,44	1,72	2,75	11,01	12,91	12,94	11,04	9,7	7,91	6,16	6,37	6,02	6,4	3,97	0,5	0,12	-	3424	27,8
1994	-	-	-	0,12	0,59	2,12	2,35	2	1,53	5,88	6,71	10,59	10,59	8,94	9,18	8,47	7,53	11,65	9,29	2,24	0,24	-	850	29,27
1995	-	-	-	-	-	0,05	0,33	2,19	2,81	3,38	7,62	15,48	18	11,19	8,48	7,52	7,29	6,33	6,38	2,76	0,19	-	2100	29,1
1996	-	-	-	-	-	-	0,02	0,6	3	9,7	13,13	16,39	15,49	11,92	7,65	6,59	5,44	5,4	3,65	0,95	0,06	-	4630	28,43
1997	-	-	-	-	-	-	-	1,67	3,25	8,21	12,42	15,29	13,96	13,08	7,54	5,75	7,75	6,08	4	0,75	0,17	0,08	2400	28,6

Окончание табл. 2

Год	Длина тела по Смитту, см																Экз.	Средняя длина						
	15,6- 16,5	16,6- 17,5	17,6- 18,5	18,6- 19,5	19,6- 20,5	20,6- 21,5	21,6- 22,5	22,6- 23,5	23,6- 24,5	24,6- 25,5	25,6- 26,5	26,6- 27,5	27,6- 28,5	28,6- 29,5	29,6- 30,5	30,6- 31,5			31,6- 32,5	32,6- 33,5	33,6- 34,5	34,6- 35,5	35,6- 36,5	36,6- 37,5
1998	-	-	-	-	0,07	0,13	0,2	0,67	2,83	6,07	11,47	18,43	16,93	14,57	7,33	6,03	5,5	5,63	3,5	0,53	0,1	-	3000	28,51
1999	-	-	-	0,07	0,05	0,88	1,72	2,68	7,06	14,04	18,85	15,39	12,72	9,88	7,86	3,96	2,2	1,25	0,83	0,4	0,17	-	6005	27,12
2000	-	-	0,04	0,04	0,07	0,25	0,12	0,39	2,07	8,97	21,38	25,61	14,56	11,62	6,7	3,25	2,14	1,43	0,88	0,35	0,09	0,04	5654	27,5
2001	-	-	-	0,01	0,56	0,76	0,84	0,55	0,93	2,68	10,12	26,28	28,8	14,56	8,07	2,77	1,3	1,08	0,47	0,21	-	-	6751	27,8
2002	-	-	-	0,06	-	0,04	0,66	2,1	3,02	4,18	4,6	11,89	27,06	25,52	12,21	4,12	2,16	1,32	0,92	0,12	0,02	-	4995	28,28
2003	-	-	-	-	0,13	0,54	1,63	1,46	1,67	5,04	12,33	9,54	19,38	26,54	14,54	4,04	1,67	1,21	0,21	0,08	-	-	2400	28,09
2004	-	-	-	-	-	-	0,33	0,45	0,85	2,13	4,56	11,69	15,96	26	25,73	8,75	2,29	0,76	0,47	0,04	-	-	5101	28,9
2005	-	-	0,02	0,02	0,46	1,12	2,83	6,17	8,23	9,78	14,97	19,93	21,24	11	2,89	0,87	0,38	0,08	0,02	0,02	-	-	4736	28,5
2006	-	-	-	-	-	-	0,09	0,09	0,29	2,11	7,31	10,8	10,5	18,3	25,2	17,6	5,9	1,1	0,5	0,2	-	-	6160	29,2
2007	-	-	-	0,03	0,03	0,32	1,35	4,88	8,82	13,09	14,18	14,56	11,24	11,15	12	6,5	1,41	0,29	0,09	0,03	0,03	-	3100	27,15
2008	-	-	0,1	0,2	1,4	6,4	12,6	9,3	15,5	17,3	16,2	9,5	5,3	2,9	2,1	0,8	0,2	0,1	0,1	-	-	-	3585	24,8
2009	-	-	1	2,5	4,2	5,5	5,7	6,8	9,4	10,4	9,5	12,9	11,9	8,9	5,4	4,2	1,2	0,4	-	0,1	-	-	1100	25,7
2010	-	-	-	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	1	1,8	6,9	13,4	20,6	17	13,8	10,3	7,7	4	2	0,9	0,1	-	2173	29,1
Итого	0,01	0,01	0,03	0,07	0,21	0,65	1,36	1,97	4,06	6,93	10,33	13,47	14,65	14,28	12,11	8,83	5,79	3,28	1,51	0,38	0,06	0,01	97404	28,29

Масса тела (Р1) нерестовой гижигинско-камчатской сельди по годам промысла, %

Год	Масса тела, г															
	21-40	41-60	61-80	81-100	101-120	121-140	141-160	161-180	181-200	201-220	221-240	241-260	261-280	281-300	301-320	
1978	-	-	0,1	0,1	2,9	9,5	15,5	16,2	15,8	16,3	11,7	6,3	2,9	1,5	0,5	
1979	-	-	0,2	5,0	10,1	8,7	7,6	8,0	11,9	12,6	12,8	10,7	6,8	3,8	1,3	
1980	-	-	-	0,1	0,2	1,8	6,5	14,4	13,5	14,5	15,0	14,6	9,5	5,5	2,8	
1981	-	-	-	-	1,2	6,0	7,2	10,8	12,0	16,2	11,6	13,0	8,4	5,8	4,2	
1982	-	-	0,5	3,6	8,0	7,3	3,3	1,5	5,3	9,4	13,8	13,8	9,8	9,3	4,8	
1983	-	-	0,2	0,2	-	0,4	1,2	3,0	3,6	4,4	12,0	17,8	17,4	14,4	10,8	
1984	-	-	-	-	-	-	0,4	2,8	2,4	6,1	9,7	16,0	14,1	14,7	12,5	
1985	-	0,1	0,1	1,3	3,5	5,8	5,7	6,3	6,6	6,3	8,5	9,6	12,3	14,7	10,9	
1986	-	0,4	0,1	1,9	4,8	7,4	6,3	4,9	5,4	3,9	5,2	7,3	8,3	14,2	9,6	
1987	0,1	0,5	0,1	1,1	2,5	3,1	2,9	3,3	3,4	2,8	4,0	4,5	6,9	10,0	11,6	
1988	-	-	-	0,5	1,3	2,4	7,3	8,6	5,7	5,0	3,4	3,1	2,5	3,5	7,0	
1989	-	0,2	0,6	0,3	1,7	4,2	6,4	7,2	9,1	11,2	5,7	3,5	2,7	3,9	5,5	
1990	-	0,1	2,4	7,7	6,1	9,4	9,3	11,0	5,4	3,9	2,3	2,9	3,6	3,3	4,9	
1991	-	0,2	0,2	0,5	1,9	2,8	4,3	4,1	5,3	5,2	5,8	5,3	4,0	3,8	4,4	
1992	-	-	0,3	0,8	0,6	1,1	3,7	5,2	8,2	7,7	6,2	8,0	7,2	5,7	5,8	
1993	-	-	0,1	1,1	4,4	9,2	11,6	9,6	7,4	6,0	5,8	5,8	5,0	5,6	3,9	
1994	-	0,5	2,5	2,9	1,9	4,0	7,3	8,4	5,9	7,6	4,0	4,8	3,8	5,9	5,6	
1995	-	-	-	0,4	2,0	5,1	6,7	9,9	9,3	11,9	9,9	5,9	4,3	5,7	4,0	
1996	-	-	-	0,1	1,5	4,4	8,2	10,6	11,3	10,8	9,6	8,1	5,3	4,7	3,5	
1997	-	-	-	0,1	0,6	1,5	4,8	9,8	10,3	11,6	10,5	8,8	6,6	6,8	4,0	
1998	-	-	0,2	0,3	1,1	4,4	6,9	11,3	12,1	13,2	10,9	8,2	6,5	4,2	4,2	
1999	-	-	-	1,1	4,6	11,5	19,8	14,8	8,9	8,5	8,2	6,3	5,1	2,8	1,7	
2000	-	0,1	0,1	0,8	1,8	6,8	11,9	15,6	16,3	13,5	9,7	8,0	5,1	3,8	2,6	
2001	-	0,2	0,5	0,9	0,7	1,6	3,2	11,7	19,0	19,9	14,9	12,2	5,8	3,7	1,8	
2002	-	0,1	0,1	0,6	2,3	4,3	5,2	6,9	9,4	14,4	13,9	14,2	12,1	6,5	3,4	
2003	-	-	-	0,8	2,7	3,6	6,6	8,6	10,8	11,9	12,3	11,9	11,1	7,1	5,3	
2004	-	-	-	0,2	1,8	1,2	1,8	3,6	7,2	9,3	10,9	15,7	14,0	12,4	9,2	
2005	-	-	-	0,4	1,8	3,3	6,4	7,1	7,6	6,9	9,5	12,0	10,8	11,2	8,1	
2006	-	-	-	-	0,2	1,2	4,4	6,9	7,3	7,1	7,4	11,8	12,0	11,1	10,1	
2007	-	0,1	0,1	1,1	4,9	9,0	12,7	14,7	13,4	10,1	8,3	7,6	4,7	4,2	3,7	
2008	-	-	0,2	13,6	12,8	13,4	19,1	16,3	10,4	4,8	2,4	3,0	1,8	1,0	0,6	
2009	-	6,0	15,4	16,2	5,1	0,9	4,9	6,9	14,5	11,4	6,9	5,7	2,9	2,0	0,9	
2010	-	-	-	-	-	2,0	4,3	6,4	18,1	14,5	15,0	10,2	11,3	5,7	5,4	
Среднее	0,1	0,1	0,3	1,3	2,7	4,9	7,4	9,4	10,1	10,1	9,4	9,2	7,2	6,3	4,9	

Год	Масса тела, г														Экз.	Средняя масса тела
	321-340	341-360	361-380	381-400	401-420	421-440	441-460	461-480	481-500	501-520	521-540	541-560	561-580	581-600		
1978	0,3	0,3	0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	978	190
1979	0,5	0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1121	193
1980	1,0	0,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2130	220
1981	2,4	0,8	-	-	0,2	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	500	220
1982	4,2	2,8	1,3	1,1	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	850	228
1983	6,8	4,0	1,8	1,4	0,4	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	500	270
1984	7,5	7,3	2,8	3,0	-	0,6	-	-	-	-	-	-	-	-	495	280
1985	4,4	2,3	1,0	0,3	0,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	789	240
1986	6,1	6,6	3,0	2,0	1,4	0,5	0,4	0,1	0,1	-	-	-	-	-	1356	250
1987	9,1	8,0	6,6	5,7	5,3	4,4	2,2	0,9	0,6	0,2	0,1	-	-	-	1700	299
1988	8,5	8,6	9,2	7,7	5,8	3,8	4,0	1,2	0,5	0,3	0,1	-	-	-	1100	297
1989	5,3	6,1	5,5	5,8	5,3	3,8	2,0	2,4	1,3	0,2	-	-	-	-	636	276
1990	4,0	7,4	4,9	3,3	3,7	2,0	1,3	0,6	0,4	0,1	-	-	-	-	700	231
1991	3,2	5,4	4,7	6,7	7,6	7,0	5,1	4,9	3,3	2,4	1,1	0,5	0,2	0,1	1762	322
1992	6,6	7,7	4,9	5,8	5,4	4,3	2,8	1,5	0,5	-	-	-	-	-	650	290
1993	4,6	4,9	4,0	3,3	2,6	2,2	1,6	0,7	0,5	0,3	0,0	-	-	-	2350	242
1994	4,8	5,5	4,6	5,8	5,6	3,1	2,4	1,4	1,2	0,6	-	-	-	-	850	268
1995	3,1	3,6	3,9	3,4	2,7	3,0	1,7	1,4	1,4	0,6	0,1	-	-	-	700	257
1996	3,6	3,5	4,4	2,9	2,5	1,7	1,5	1,0	0,4	0,2	0,1	0,1	0,1	-	1853	248
1997	3,8	2,9	3,8	3,3	3,9	3,4	1,4	1,3	0,6	0,1	0,4	0,1	-	-	800	265
1998	2,9	3,2	2,3	2,6	2,0	1,4	1,0	0,6	0,2	0,2	0,1	-	-	-	1600	240
1999	1,7	1,8	0,7	0,7	0,5	0,3	0,4	0,2	0,3	0,1	-	-	-	-	1757	198
2000	0,8	0,9	0,5	0,7	0,1	0,2	0,4	0,1	0,1	-	-	-	-	-	1530	205
2001	1,1	0,8	0,6	0,7	0,3	0,1	0,1	0,0	0,1	0,0	-	-	-	-	3899	218
2002	2,0	1,1	0,6	0,9	0,6	0,1	0,4	0,2	0,4	-	0,1	-	-	-	1398	232
2003	2,6	1,5	1,1	0,5	0,6	0,4	0,6	0,1	0,1	-	-	-	-	-	1542	231
2004	4,9	4,0	1,3	1,0	0,3	0,4	0,3	-	0,2	0,2	-	0,1	-	-	1296	258
2005	6,7	3,8	2,2	0,9	0,4	0,2	0,2	0,2	0,1	0,1	-	-	-	-	2877	249
2006	8,7	4,7	4,2	1,2	0,4	0,6	0,5	-	0,2	0,1	-	-	-	-	850	265
2007	1,9	1,5	1,2	0,4	0,2	0,1	-	0,1	-	-	-	-	-	-	2984	203
2008	0,2	0,2	0,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	499	155
2009	-	0,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	350	153
2010	3,6	1,6	1,1	0,5	0,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	275	234
Среднее	3,6	3,2	2,4	2,0	1,7	1,2	0,9	0,6	0,4	0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	42677	240

Доля самок нерестовой гижигинско-камчатской сельди по возрастным группам в 1978–2010 гг., %

Год	Возраст, лет																Экз.	Среднее значение
	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16				
1978	–	50,0	54,1	54,5	53,6	52,6	73,7	80,0	50,0	–	–	–	–	–	–	978	54,3	
1979	–	47,0	55,8	49,4	50,8	51,3	47,1	66,7	66,7	100,0	–	–	–	–	–	1022	50,4	
1980	–	50,0	44,0	50,9	46,5	41,7	50,5	57,1	58,3	50,0	–	–	–	–	–	1050	47,3	
1981	–	40,0	58,6	54,2	50,9	49,4	44,4	64,1	78,9	75,0	66,7	100,0	–	–	–	800	55,9	
1982	–	31,8	28,9	48,0	38,4	29,3	46,5	40,4	49,1	47,8	61,5	62,5	100,0	–	–	841	40,2	
1983	–	28,6	51,4	57,1	51,2	37,6	45,5	49,1	54,2	70,9	72,7	71,4	85,7	66,7	–	730	51,5	
1984	–	100,0	48,5	56,1	42,1	39,6	39,1	51,6	62,5	58,0	68,3	83,3	66,7	90,0	–	795	54,5	
1985	–	57,1	53,3	51,2	48,7	48,7	49,0	57,8	49,0	57,7	46,7	68,2	–	–	–	938	53,4	
1986	11,1	35,7	51,3	53,2	54,9	42,5	45,8	47,9	52,0	59,4	72,0	90,9	100,0	–	–	1049	50,0	
1987	100,0	45,1	50,5	46,7	48,7	48,6	53,7	50,8	52,9	60,8	67,1	57,9	83,3	66,7	–	2120	52,2	
1988	–	33,3	52,8	44,6	44,6	38,9	43,0	41,2	43,1	47,9	68,0	41,2	33,3	–	–	1385	46,3	
1989	–	23,1	37,0	51,0	60,7	40,0	29,5	53,0	54,8	63,6	54,0	100,0	44,4	–	–	833	48,0	
1990	50,0	35,7	32,7	43,2	62,0	38,2	34,9	48,7	32,9	46,0	57,5	52,1	100,0	–	–	883	44,3	
1991	25,0	34,9	51,5	54,5	52,1	54,9	43,9	45,3	49,2	61,2	56,7	51,2	57,7	71,4	–	1710	52,6	
1992	–	18,8	45,7	45,4	52,5	43,2	48,5	38,5	54,9	52,7	56,5	53,1	44,4	75,0	–	747	47,9	
1993	–	55,6	50,1	54,5	53,0	50,6	61,4	58,1	56,1	60,9	63,9	60,6	59,1	90,0	–	1559	54,8	
1994	–	35,9	44,4	42,9	48,8	47,0	47,8	54,4	45,7	48,6	61,9	52,9	43,8	40,0	–	850	46,8	

Окончание табл. 4

1995	–	46,2	44,2	52,2	44,4	50,0	49,2	59,6	57,0	56,3	61,4	44,7	42,9	55,6	1393	48,7
1996	–	46,7	47,4	50,2	49,0	52,2	42,8	52,3	49,7	53,8	58,1	68,4	57,1	–	2290	50,0
1997	–	62,5	43,3	50,5	53,6	54,9	53,8	60,2	56,6	40,0	50,0	83,3	100,0	100,0	788	53,6
1998	–	31,6	44,0	40,6	51,9	50,2	48,6	47,3	58,8	44,9	61,2	50,0	100,0	–	1489	48,4
1999	–	60,4	46,3	46,6	46,0	43,9	47,8	51,5	63,5	54,1	33,3	53,8	100,0	–	1606	47,9
2000	–	50,0	35,9	46,8	46,8	49,2	50,0	58,0	58,6	71,4	33,3	–	–	–	1353	47,5
2001	–	50,0	41,2	49,6	54,8	56,5	59,2	61,9	59,4	55,9	75,0	100,0	–	–	1611	56,3
2002	–	80,0	59,3	52,9	40,5	56,8	62,2	50,9	53,1	63,2	85,7	100,0	100,0	–	963	55,8
2003	–	50,0	36,8	53,8	45,2	45,0	47,1	58,7	55,2	20,0	80,0	50,0	–	–	736	49,0
2004	–	42,9	64,5	46,2	58,9	52,5	48,8	56,5	65,1	53,8	60,0	50,0	–	–	1265	54,0
2005	–	47,2	54,8	48,5	60,0	51,7	47,9	60,3	63,9	65,8	60,0	100,0	–	–	1239	55,2
2006	–	75,0	54,5	42,7	50,8	49,4	41,8	48,5	59,5	72,4	57,1	100,0	100,0	–	840	49,9
2007	50,0	42,6	53,5	54,67	53,5	50,0	53,3	57,3	63,3	90,9	83,3	–	–	–	1084	46,3
2008	40,0	50,0	51,5	47,4	41,5	40,0	35,7	58,3	50,0	100,0	–	–	–	–	478	48,3
2009	–	–	40,0	53,8	45,4	39,1	38,1	43,8	16,7	40,0	100,0	–	–	–	191	41,4
2010	–	–	100,0	46,2	57,9	56,2	49,2	39,0	55,6	55,6	100,0	–	–	–	254	51,6
Среднее	29,0	42,8	49,1	49,2	50,3	49,8	49,2	53,0	53,7	55,7	59,7	60,0	58,2	63,9	35870	50,7

**Изменение ИАП гижигинско-камчатской сельди (тыс. икр.)
с увеличением длины тела самок в 1978–2010 гг.**

Длина тела, см	M	lim	Экз.
19,6–20,5	10	–	1
20,6–21,5	16	9 – 21	14
21,6–22,5	19	12 – 28	23
22,6–23,5	22	9 – 30	35
23,6–24,5	25	12 – 35	64
24,6–25,5	28	15 – 43	125
25,6–26,5	33	21 – 52	151
26,6–27,5	37	22 – 52	170
27,6–28,5	44	26 – 62	230
28,6–29,5	48	28 – 66	202
29,6–30,5	54	36 – 98	182
30,6–31,5	57	35 – 86	141
31,6–32,5	59	36 – 102	83
32,6–33,5	68	40 – 120	60
33,6–34,5	80	53 – 121	44
34,6–35,5	96	78 – 123	11
35,6–36,5	94	83 – 107	3
36,6–37,5	94	89 – 99	2
Общее	45	9 – 123	1541

Примечание. **M** – средняя арифметическая, **lim** – пределы варьирования признака.

Таблица 6

**Изменение ИАП гижигинско-камчатской сельди (тыс. икр.)
с увеличением массы тела самок в 1978–2010 гг.**

Масса тела без внутренностей, г	М	lim	Экз.
61 – 80	14	9 – 22	13
81 – 100	20	10 – 34	45
101 – 120	26	12 – 42	90
121 – 140	29	13 – 52	169
141 – 160	35	15 – 58	170
161 – 180	41	25 – 63	169
181 – 200	45	25 – 63	164
201 – 220	48	28 – 69	152
221 – 240	53	33 – 80	138
241 – 260	55	36 – 98	104
261 – 280	58	33 – 93	71
281 – 300	62	36 – 102	59
301 – 320	63	42 – 104	53
321 – 340	71	42 – 123	42
341 – 360	74	46 – 105	22
361 – 380	88	60 – 120	15
381 – 400	88	79 – 99	8
Общее	46	9 – 123	1484

Таблица 7

**Изменение ИАП гижигинско-камчатской сельди (тыс. икр.)
с увеличением возраста самок в 1978–2010 гг.**

Возраст, лет	М	lim	Экз.
3	15	11– 19	2
4	22	9– 39	110
5	28	15 – 42	163
6	33	22 – 52	191
7	39	27 – 53	176
8	45	30 – 60	227
9	49	37 – 63	160
10	54	38 – 74	190
11	57	38 – 98	107
12	58	36 – 80	52
13	75	49 – 121	73
14	79	52 – 123	30
15	78	52 – 118	18
16	79	57 – 97	4
Общее	46	9 – 123	1541

Таблица 8

**Изменение ИОП гижигинско-камчатской сельди (икр. на 1 г массы тела)
с увеличением длины тела самок**

Длина по Смитту, см	М	lim	Экз.
19,6–20,5	143	–	1
20,6–21,5	199	129 – 255	14
21,6–22,5	214	125 – 329	23
22,6–23,5	210	110 – 317	35
23,6–24,5	214	102 – 338	64
24,6–25,5	216	101 – 369	122
25,6–26,5	226	124 – 351	145
26,6–27,5	229	135 – 365	167
27,6–28,5	240	140 – 411	224
28,6–29,5	229	130 – 321	190
29,6–30,5	230	142 – 389	165
30,6–31,5	221	127 – 323	134
31,6–32,5	204	118 – 351	82
32,6–33,5	214	132 – 352	60
33,6–34,5	234	159 – 321	43
34,6–35,5	276	208 – 367	10
35,6–36,5	249	208 – 315	3
36,6–37,5	238	223 – 253	2
Общее	221	101 – 411	1484

**Изменение ИОП гижигинско–камчатской сельди (икр. на 1 г массы тела)
с увеличением массы тела самок**

Масса тела без внутренностей, г	М	lim	Экз.
61 – 80	190	109 – 293	13
81 – 100	215	113 – 338	45
101 – 120	230	102 – 369	90
121 – 140	223	104 – 381	169
141 – 160	233	101 – 411	170
161 – 180	235	143 – 351	169
181 – 200	233	136 – 321	164
201 – 220	228	130 – 330	152
221 – 240	228	143 – 353	138
241 – 260	217	142 – 389	104
261 – 280	215	124 – 345	71
281 – 300	214	119 – 343	59
301 – 320	202	132 – 342	53
321 – 340	214	126 – 367	42
341 – 360	211	134 – 314	22
361 – 380	238	161 – 321	15
381 – 400	224	199 – 253	8
Общее	221	102 – 411	1484

Таблица 10

**Изменение ИОП гижигинско–камчатской сельди (икр. на 1 г массы тела)
с увеличением возраста самок**

Возраст, лет	М	lim	Экз.
3	197	171–224	2
4	207	101–338	109
5	214	122–329	160
6	220	124–369	186
7	229	143–365	173
8	238	127–411	221
9	229	135–381	148
10	228	132–319	169
11	217	126–323	103
12	213	118–253	52
13	234	145–352	72
14	256	182–367	29
15	230	165–319	18
16	229	159–273	4
Общее	221	101–411	1446

Таблица 11

**Интенсивность питания гижигинско–камчатской сельди
в нагульный период 1989–2007 г., % (Смирнов, 2009г)**

Года	Наполнение желудков, %					Экз.	Среднее значение
	0	I	II	III	IV		
1989	14,2	60,4	21,0	3,8	0,6	500	1,16
1990	21,1	19,5	29,6	21,5	8,4	550	1,77
1991	9,0	3,6	19,8	18,9	48,6	111	2,95
1992	43,0	18,8	8,2	11,0	19,1	1299	1,44
1995	66,9	10,9	7,1	9,1	6,0	350	0,77
1997	-	51,0	40,0	6,0	3,0	100	1,61
1998	89,9	6,3	2,6	1,1	-	189	0,15
1999	22,6	15,9	24,6	19,2	17,7	504	1,93
2000	84,2	5,3	3,5	3,5	3,5	57	0,04
2001	-	3,4	74,6	10,2	11,9	59	2,31
2002	35,6	28,4	15,6	13,0	7,5	416	1,28
2003	55,0	34,0	10,0	1,0	-	100	0,57
2004	30,5	12,6	35,1	15,9	6,0	151	1,54
2006	22,0	19,0	20,0	20,0	19,0	100	1,95
2007	34,9	30,6	28,1	5,5	0,9	235	1,07
1989–1997	34,0	25,7	15,8	11,6	12,9	2911	1,44
1998–2007	40,2	21,0	22,7	12,7	9,2	1703	1,30
1988–2007	35,5	23,4	18,0	11,8	11,3	4714	1,39

Научное издание

Андрей Анатольевич СМИРНОВ

**БИОЛОГИЯ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ
И СОСТОЯНИЕ ЗАПАСОВ
ГИЖИГИНСКО-КАМЧАТСКОЙ СЕЛЬДИ**

Монография

Ответственный за выпуск *Козенко К.П.*

Редактор *Гарипов А.А.*

Технический редактор *Крюкова И.К.*

Компьютерная верстка *Волков С.В.*

Подписано к печати 17.11.14. г.

Формат 70×108/16. Объем 11,1 усл.-печ. л. Гарнитура Times New Roman Cug.

Тираж 200 экз.

Северо-Восточный государственный университет,
685000, Магадан, ул. Портовая, 13.