

УДК 597.553.1(265.51)

И.К.Трофимов

(КамчатНИРО, г. Петропавловск-Камчатский)

ОЗЕРНАЯ ФОРМА СЕЛЬДИ: ЕЕ ПРОИСХОЖДЕНИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Рассмотрена история изучения расового состава тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*. Показано, что на современном этапе выделяют три формы, или расы: морскую, прибрежную и озерную, — но наиболее обосновано выделение двух форм — морской и прибрежной. Озерная не отличается от прибрежной. Наиболее существенным отличием прибрежной от морской являются места и условия зимовки. Эволюция озерной формы связана с водоемами (лагунами), сформировавшимися из морских заливов в результате тектонического поднятия суши, опережающего рост уровня моря в последние 6,5–7,0 тыс. лет. Распространение сельди в Северной Пацифике связано с водами арктической и субарктической структур. Наиболее широко распространена прибрежная форма сельди, однако морская форма проникает южнее в водах Субарктического (Полярного) фронта.

Trofimov I.K. Lacustrine* morph of herring: origin and distribution // Izv. TINRO. — 2005. — Vol. 142. — P. 64–81.

Current insight to the Pacific herring (*Clupea pallasii*) race structure has been established mostly on the basis of morph-ecological researches, at that many statements were automatically transplanted to the Pacific species from the experience of researches of Atlantic species (*Clupea harengus*). In different times, from two to four morphs were subdivided under various concepts, including a group, a stock, a population, a morph, a race, and so on, sometimes reckoned as the morphs. For today, three morphs have been established: marine, coastal and lacustrine (lake) ones. On our view, the most grounded is subdivision of two morphs: the marine and the coastal. The lacustrine herring does not differ from the coastal one. The coastal herring is different from the marine one in the terms and locations of wintering. The marine herring is wintering in sea at the boundary area between shelf and continental slope; the coastal herring — in bays, harbors or lagoons influenced by rivers. Evolution of the lacustrine morph relates to basins (lagoons) formed from marine bays as a result of tectonic shift of land passed ahead of the sea level shift in recent 6.5–7.0 thousand years. According to literature data, the lacustrine morph numbers twenty populations within the Pacific Ocean region, and distributes near the shores of Koryak Region, the Eastern Kamchatka, and the islands: Medny, Bolshoy Shantar, Sakhalin, Hokkaido, and Honshu. Pacific herring distribution in the North Pacific relates to arctic and subarctic water masses. The widest distribution is characteristic for the coastal morph, although the marine morph can spread southernmost to Subarctic Front zone of the North Pacific Ocean.

* In the USA the term “lake herring” means the representatives of *Coregonus*, in Japan the term “lake herring” means Pacific herring using lagoons for wintering and spawning. To avoid a misunderstanding, we use the term “lacustrine” to name the morph of herring wintering and spawning in lagoons.

На протяжении ареала тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* подразделяется на большое количество популяций, которые по своим экологическим признакам объединяются в формы. В вопросе о количестве этих форм единого мнения не существует, при упоминании о них употребляются самые разные названия: группа, стадо, тип, экологическая группа, популяция, форма и раса. Современный смысл этих понятий не всегда согласуется с представлением о формах тихоокеанской сельди. Кроме того, одни и те же популяции разными авторами зачастую относятся к разным формам. Целью настоящего исследования являются происхождение и распространение лишь одной из форм — озерной, — однако, учитывая вышесказанное, представляется целесообразным предварительно дефинировать понятие озерной сельди, рассмотрев, в чем же заключаются ее основные отличия.

Понятие озерной формы сельди

Наше представление о форме или экологической форме тихоокеанской сельди совпадает с определением, данным В. Грантом (1980, с. 173) для экологической расы: “Генетически и фенотипически различные, но плодовитые при скрещивании между собой, расы приспособлены к разным местообитаниям в пределах одной и той же территории. Эти экологические расы симпатричны, обычно смежно-симпатричны. Такие расы скрещиваются между собой и интерградируют в многочисленных зонах контакта по всему ареалу данного вида. Но они сохраняют свои отличительные расовые признаки каждый в своем местообитании”.

Изучение расового состава сельди дальневосточных морей протекало не менее сложно, чем сельди Атлантики. Заметим, что исследования по последней внесли большой вклад в познание структуры вида в целом (Алексеев, 1984; Батальянц, 1984; Stephenson, 2001). Представление о внутривидовой структуре тихоокеанской сельди сложилось преимущественно на основе морфоэкологических исследований, при этом многие положения были автоматически перенесены на тихоокеанский вид из опыта изучения атлантического, хотя в ряде случаев это только вносило путаницу и мешало разобраться в истинной картине внутренней организации тихоокеанского вида.

Особенно интересной оказалась внутривидовая структура сельди, обитающей у берегов Японии, о. Сахалин, материковых побережий Татарского пролива и Сахалинского залива. В этих районах исследования проводили издавна и регулярно, поскольку здесь соприкасаются и перекрываются ареалы многих популяций (рис. 1, 2), и вопрос промыслового освоения их запасов всегда стоял остро.

Некоторые японские исследователи делили вид на два типа (возможно, формы): береговой и прибрежный (Fujita и Kokubo, 1927, цит. по: Амброз, 1930, 1931). К береговому относились рыбы, заходившие для нереста и зимовки в озералагуны, а к прибрежному — нерестившиеся в прибрежной морской полосе и совершавшие дальние кормовые миграции. Аналогично разделяли сельдь, обитающую в водах Камчатки (Лагунов, 1938) и Сахалина (Амброз, 1931, цит. по: Веденский, 1960). К.И. Панин (1941) различал северную и южную популяции камчатской сельди. К северной он отнес корфо-карагинскую популяцию, к южной — все остальные, включая популяции западного побережья Камчатки.

В 1950-е гг. большинство ученых подразделяли сахалинскую сельдь на три “группы”, или “стада”: де-кастринское, западносахалинское и анивское (Фролов, 1950); япономорское, охотоморское и озерное (Пробатов, Фролов, 1951, 1958); сахалино-хоккайдское, охотоморское, де-кастринское (Пробатов, 1954) и сахалино-хоккайдское, де-кастринское и озерную форму (Миграции и распределение ..., 1958). Ярким исключением из этого ряда работ можно считать обобщение А.Н. Световидова (1952), который различал морскую и озерную формы, отмечая при этом, что формы, имеющие биологические отличия, морфологически могут не отличаться. Данный автор впервые разделил стада тихоокеанской сельди по

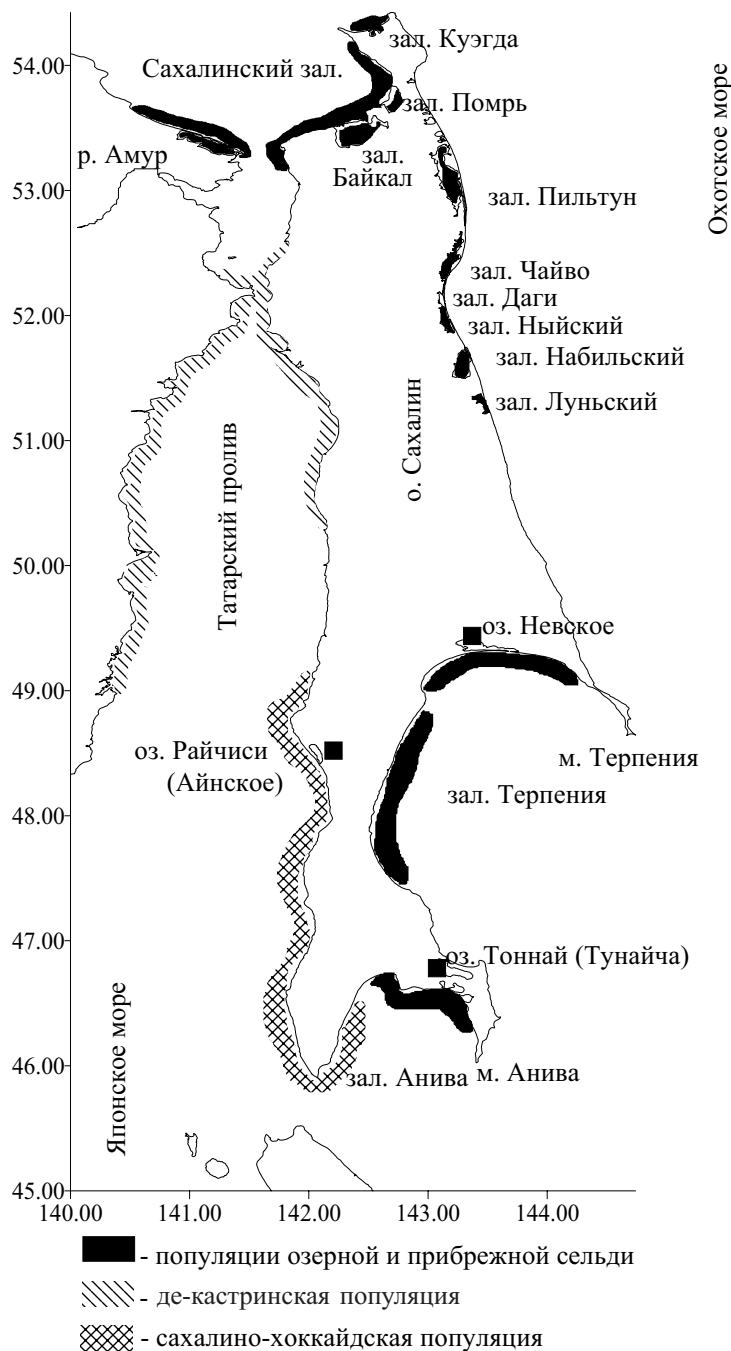


Рис. 1. Нерестовые участки сельди у берегов о. Сахалин, материковых побережий Татарского пролива и Сахалинского залива (Фролов, 1968; Рыбникова и др., 1998; Ivshina, 2002)

Fig. 1. Spawning grounds of herring off Sakhalin, Tatar Strait motherland coast and Sakhalin Gulf (Фролов, 1968; Рыбникова и др., 1998; Ivshina, 2002)

выявил три группы: океаническую, лагунную и морскую. Понятие группы в этом случае было близко по смыслу с понятием стада 1950-х гг. А.И.Фролов (1964), наблюдая за динамикой вылова, и проведя морфометрический анализ сельди из разных заливов и озер Сахалина, выявил две обособленные группы: озерного типа и морскую. К озерной сельди он отнес рыб де-кастринского “стада”, Саха-

популяционному признаку, подразумевая приверженность их к своим нерестовым участкам и репродуктивную изоляцию. Сельди этих стад различались темпом роста, возрастным составом, временем нереста, обитанием в водах разной солености и протяженностью миграций.

В ихтиологической литературе этого периода не встречалось еще понятия популяция. В качестве единицы запаса подразумевалось стадо, причем границы его не обозначались. К стаду в одном случае относили группу популяций, в другом — одну популяцию или даже ее временную группировку. Ф.Е.Алексеев (1984), В.В.Кузнецов и М.В.Мина (1985) объясняли это тем, что определение популяции как основной структурной единицы вида, элементарной эволюционной единицы или единицы эксплуатации в ихтиологии того периода еще не было разработано.

В 1960-е гг. исследователи также по-разному оценивали количество внутривидовых группировок тихоокеанской сельди. А.И.Румянцев (1967), на основе изучения формы склеритов ее чешуи,

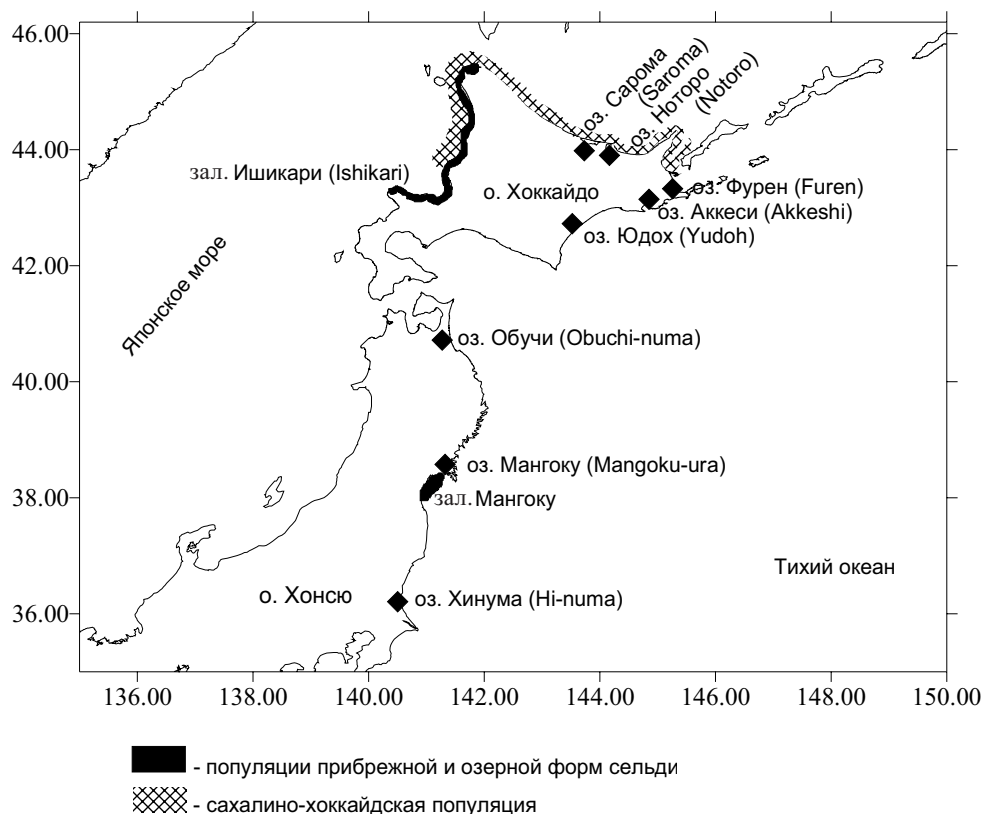


Рис. 2. Нерестовые участки сельди у берегов о-вов Хоккайдо и Хонсю (Ханомура, 1957; Kobayashi, 2000; Tanaka, Takayanagi, 2002)

Fig. 2. Spawning grounds of herring off the islands Hokkaido and Honshu (Ханомура, 1957; Kobayashi, 2000; Tanaka, Takayanagi, 2002)

линского залива, заливов Терпения, Анива, оз. Тоннай и заливов восточного побережья о. Сахалин. В число морских сельдей попала лишь сахалино-хоккайдская сельдь. Впервые были обнаружены различия не только между морской и озерной сельдями, но и между рыбами, населявшими разные водоемы (озера— лагуны). Этот ученый наиболее подробно изучил морфометрические показатели, особенности распределения и условия обитания сельди в водах Сахалина (Фролов, 1968). По его мнению, основным отличием морской сельди от озерной является ее постоянное обитание в водах океанического происхождения. “Стада” сельди озерного типа приурочены к прибрежным районам с более холодными климато-гидрологическими условиями. Среди других отличий озерной сельди от морской он также называл: развитие икры в водах с более низкой соленостью, меньшую продолжительность жизни, раннее половое созревание, небольшую величину промыслового запаса, избегание озерными сельдями вод с океанической соленостью, обитание их в прибрежных районах и зимовку в устьях рек. При этом внутри озерного типа А.И.Фролов выделил три группы (две первые были аналогично определены А.П.Веденским (1950)): зимующие в озерах и зимующие в море, но вблизи от устьев рек; третья — совершенно не связанная с полузамкнутыми водоемами (де-кастринская и зал. Терпения). К зимующим в море, вблизи от устьев рек, были отнесены рыбы, обитающие в заливах Пильтун, Чайво, Ныйский и Набильский. Очевидно, что А.И.Фролов был первым, кто указал на существование морфометрических различий между отдельными “стадами” озерной сельди. Тем не менее, по-видимому, озерные сельди по-прежнему понимались как одно целое, поскольку считалось, что при определенных гидрологических условиях рыбы, обитающие в одних заливах, могут идти на нерест в

другие (Иванкова, Козлов, 1968; Фролов, 1968). Работы А.И.Фролова, несмотря на указанный недостаток, имели большое значение для изучения внутривидовой структуры тихоокеанской сельди, а разработанное им деление на группы использовалось большинством ученых вплоть до конца 1970-х гг.

Только в 1979 г. тихоокеанская сельдь, обитающая в водах о. Сахалин, была разделена иначе, на три группы: лагунная (очевидно, озерная), морская и океаническая (Гриценко, Шилин, 1979). К сожалению, авторы не уточнили, по какому признаку делилась сельдь или какие ее “стада” вошли в ту или иную группу. Известно только, что сельдь Ныйского залива отнесена ими к группе лагунных.

После проведения ряда исследований в 1970–1980-е гг. в нашей стране и за рубежом в ихтиологии утвердилось понятие популяции как конкретной формы существования вида в природе и элементарной единицы эволюции (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Алексеев, 1984; Батальянц, 1984; Кузнецов, Мина, 1985). К этому времени на основании неоднократных экспериментов с мечением рыб сложилось представление о репродуктивной изоляции и хоминге популяций тихоокеанской и малопозвонковой сельди Балтийского моря (Blaxter, Holliday, 1963; Hourston, 1982; Wheeler, Winters, 1984; Kääriä et al., 2001; Kobayashi, 2001). Вышел ряд публикаций с критикой применения морфологических исследований в изучении структуры вида (Батальянц, 1971, 1984; Алексеев, 1984). Морфологические методы могли быть применимы при описании репродуктивно изолированных единиц, какими и являются популяции, применение же их для описания рас или форм, состоящих из целого ряда популяций, не имеет смысла, поскольку между ними также имеются различия. Возможно, в этом и состоит одна из причин того, что выделялось такое большое количество разнообразных внутривидовых единиц, которые назывались стадами, группами, типами или формами. Дальнейшее исследование внутривидовой структуры тихоокеанской сельди должно было быть направлено на выделение и описание ее популяций. В этот период возникла та самая парадоксальная ситуация, о которой писал Ф.Е.Алексеев (1984): описание популяций с целью их выделения нуждается в предварительном выделении, необходимом для корректного описания, иначе говоря, популяции должны были быть выделены специалистами экспертным методом — на основании их профессионального опыта и интуиции (Кафанов и др., 2004). Такое предварительное выделение для сельди, обитающей в водах о. Сахалин, было в свое время сделано А.И.Фроловым (1968), обнаружившим существование морфометрических различий между “стадами” озерной сельди.

Популяционно-генетические исследования, активно проводившиеся в 1980–1990-е гг., внесли мало нового в понимание расовой структуры сельди. Однако впервые “стада” были названы популяциями и генетико-биохимическим методом было подтверждено существование этих популяций (Пушникова, Рыбникова, 1991; Рыбникова, Пушникова, 1991; Рыбникова и др., 1998; Рыбникова, 1999; и др.). Зная о наличии хоминга и расположении нерестилищ сельди, заранее предполагалось существование в каком-либо месте локальной популяции, что впоследствии подтверждалось морфологическим, генетико-биохимическим и другими методами. При этом, также заранее, было известно — к какой форме сельди принадлежит эта популяция. Количество форм было, очевидно, принято постулативно. Так же, как и в предыдущем случае, выделяли три формы сельди: океаническую, морскую и озерную.

Таким образом, если ранее основной упор при классификации популяций (или групп и т.д.) делали на выделение их морфологических особенностей, то теперь стало ясно: единственное, что может различать экологические расы, — это особенности их экологии. Тем не менее на современном этапе исследований количество рас также понимается по-разному. Японские исследователи Лизука и Морита (Lizuka, Morita, 1991) выделяют две группы — океаническую и локальную, причем последняя разбивается ими на озерную и неритическую. Локальная

сельдь, в отличие от океанической, размножается в солоноватоводных водоемах и созревает на два—три года раньше. Озерная отличается от неритической только по солености нерестовых водоемов (лагун и заливов). Кобаяси (Kobayashi, 2000) по экологическим особенностям различает четыре типа тихоокеанской сельди: лагунная, нерестующая в солоноватоводных озерах и не совершающая далеких миграций; океаническая, нерестующая в прибрежных водах с высокой соленостью и совершающая продолжительные нагульные миграции; океаническая, нерестующая в заливах и бухтах с высокой соленостью воды и совершающая не очень большие по сравнению с предыдущим типом миграции; промежуточный между первым и вторым типами — де-кастринская сельдь и популяция, обитающая в зал. Терпения. Деление этих исследователей не рационально, поскольку оно не подтверждено эмпирическими данными (нет сравнений солености воды в заливах и озерах, а также сведений о протяженности миграций этих типов).

О.Ф.Гриценко (2002) выделяет две экологические формы тихоокеанской сельди, обитающей в водах о. Сахалин: морскую и лагунную (озерную). Как видно из его работы, в основу деления положены принципы сахалинских ученых 1950–1960-х гг., рассмотренные нами ранее. К тому же одно из основных отличий озерных сельдей, называемых данным автором, зимовка в лагунах, не распространяется на некоторые популяции, относимые им к озерным (де-кастринская сельдь, сельдь заливов северо-восточного Сахалина, Терпения, Анива и Сахалинского).

Среди российских ученых наиболее распространена классификация, насчитывающая три экологические формы сельди: морскую, прибрежную и озерную (Науменко, 2001; Ivshina, 2002). По определениям, данным для этих форм, морская сельдь нерестится в водах морских заливов, совершает протяженные нагульные миграции и зимует в открытом море в верхней части глубоководных каньонов, на границе шельфа и свала глубин. Прибрежная — нерестится и зимует в небольших заливах в устьях рек. Озерная — нерестится и зимует в озерах лагунного типа. Две последние формы в отличие от первой не совершают протяженных нагульных миграций.

Таким образом, можно выделить три признака, по которым различают экологические формы тихоокеанской сельди: нерест, зимовка и протяженность миграций. Все они связаны с поведением рыб и их местообитанием и вполне могут быть пригодны для изучения внутривидовой структуры. Однако, поскольку выделены они были априорно, необходимо проверить целесообразность использования каждого из них.

Рассмотрим, насколько различны места и условия их нереста. На первый взгляд, различия по этому признаку действительно существенны, особенно между озерной формой и двумя другими: первая нерестится в озерах, а остальные в водах морских заливов. Однако озера, в которые заходит для зимовки и нереста озерная сельдь, по своей геоморфологии являются лагунами, а не озерами. Обратимся к классификации водоемов и поверхности суши по данным геоморфологии. По мнению авторов сборника “Тихий океан ...” (1967), наиболее хорошо классификация береговой зоны Тихого океана проведена у О.К.Леонтьева (1960), согласно которому лагуна — это водоем, отчлененный от основного водоема полосой наносной суши. Эволюция лагуны — это эволюция бассейна осадконакопления, которая развивается по линии: открытый морской залив — полузакрытая лагуна — заболачивающаяся лагуна-озеро (закрытый водоем) — низинное болото (Пушкар, Короткий, 1975).

Сельдь населяет водоемы первых двух стадий, имеющих пресный сток и приток морской воды во время приливов. Ее озерная форма — водоемы, находящиеся на второй стадии развития. В обоих случаях нерест сельди связан с солоноватоводными водоемами, характеризующимися очень нестабильными условия-

ми температуры и солености из-за наличия пресного стока, приливов, отливов и других факторов. Как морские заливы могут совершенно опресняться за счет отливов и стока пресных вод, так и лагуны могут иметь морскую соленость за счет приливов. Очевидно, нельзя однозначно сказать, что озерная сельдь предпочитает для нереста распресненную воду морской или что морская сельдь предпочитает более соленую воду (Веденский, 1950). Существуют примеры, когда сельдь озерных популяций откладывала икру в морских бухтах (сельдь оз. Аккеси (Lizuka, Morita, 1991)). И наоборот, морские (даже океанические, по приводимой ранее классификации) популяции сельди предпочитали размножаться в лагунах или в устьях рек, где во время отлива вода полностью опресняется (Амброз, 1931; Аюшин, 1947; Пискунов, 1954, Прохоров, 1967; Качина, 1981; Науменко, 2001).

А.И.Амброз (1931) для тихоокеанской сельди и Т.С.Расс (1938, цит. по: Пономарева, 1951) для малопозвонковой сельди отмечали, что эти рыбы откладывают икру преимущественно на растительный субстрат распресняемых стоком рек и хорошо прогреваемых солнцем мелководий в небольших бухтах, укрытых от прямого воздействия морских волн. При невозможности для сельди отложить икру в вышеназванных условиях она может нерестоваться у открытых морских побережий или на больших, чем обычно, глубинах (Тюрнин, 1965а, б, 1973; Прохоров, 1967; Нау, 1985; Фархутдинов и др., 1989; Rooreg et al., 1998; Науменко, 2001; Трофимов и др., 2001). В этих случаях икра откладывается на менее благоприятный для эмбриогенеза субстрат (камни, гальку, песок, ил, бурые водоросли (фукусы, ламинарии)), она более подвержена воздействию низких температур и штормов, что отрицательно сказывается на выживании эмбрионов. Такие явления чаще всего наблюдаются при высокой численности популяций и дефиците нерестовых площадей в бухтах и лагунах; суровых ледовых условиях, препятствующих проникновению сельди в эти водоемы, или при широкой осушной зоне литорали в устьях рек, препятствующей распространению растительного нерестового субстрата. Таким образом, можно сказать, что отношение к расположению нерестилищ в лагунах, бухтах и заливах не является расовым отличием тихоокеанской сельди и в одинаковой степени свойственно всем формам.

Из отличий, используемых при выделении форм, или рас, тихоокеанской сельди, остается рассмотреть только зимовку и протяженность миграций. Прибрежная и озерная сельдь зимуют в лагунах или небольших бухтах, вблизи от мест размножения и стока пресных вод. Места и условия их зимовки одинаковы, но отличаются от таковых у морских популяций. Представители морской формы сельди зимуют в море, в верхней части глубоководных каньонов и долин, на границе шельфа и свала глубин (Науменко, 2001; и др.).

Считается, что протяженность миграции той или иной популяции сельди является фактором, свидетельствующим о ее численности (Правоторова, 1965; Марти, 1980; Качина, 1981; Науменко, 2001). Чем больше численность, тем шире область нагула и рыбы уходят дальше от мест размножения. Как видно, в этом случае не только протяженность миграции является критерием экологической формы, но и численность той или иной популяции. Совершенно очевидно, что оба признака не подходят в качестве критерия экологической формы. Ведь существуют популяции морской формы, по численности и биомассе сопоставимые с популяциями озерной или прибрежной. Так, биомасса нерестового запаса 7 популяций морской формы, обитающих в восточной части Берингова моря, оценивается в пределах 0,62–4,40 тыс. т (Rowell et al., 1990). Для сравнения, биомасса промыслового запаса сельди оз. Нерпичье в 1989 г. составляла 5,0 тыс. т (Николаев и др., 1993), а сельди оз. Калыгирь в 1991–1996 г. изменялась в пределах 0,85–2,15 тыс. т. В то же время, скапливаясь во время нагула на восточноберинговоморском шельфе, небольшие по численности популяции образуют многочисленное стадо, ранее называвшееся восточноберинговоморской сельдью, и совершают миграции, не уступающие (и даже превышающие) по протя-

женности миграциям таких крупных популяций, как корфо-карагинская, гижинско-камчатская и сахалино-хоккайдская (Миграции и распределение ..., 1958; Правоторова, 1965; Качина, 1981; Wespestad, 1991; Науменко, 2001; и др.).

Таким образом, формы, или расы, тихоокеанской сельди различаются местами и условиями зимовки. Причем выделяемые некоторыми исследователями прибрежную и озерную формы целесообразнее было бы отнести к одной — прибрежной. В этом случае две экологические расы тихоокеанской сельди будут называться морской и прибрежной, а в прибрежную форму войдут популяции, относимые ранее к озерной форме. Подобным образом в свое время тихоокеанскую сельдь разделил на группы А.И.Фролов (1964), выделивший морских и озерных сельдей. Под озерными сельдями он подразумевал и тех, которых в настоящее время относят к прибрежной форме. Однако название, данное А.И.Фроловым этой группе, нельзя назвать удачным, поскольку водоемы, населяемые этими рыбами, не являются озерами. Вероятно, по этой причине оно не прижилось в ихтиологической литературе. В особенности такое название не подходит де-кастринской популяции и популяциям прибрежной сельди из заливов Терпения, Сахалинский и северо-западного побережья о. Сахалин, отнесенным этим автором к озерным сельдям.

В настоящее время в Тихом океане известно 22 популяции озерной сельди (рис. 3, две из них, обитающие на Командорских островах, приводятся в нашей работе впервые). Шесть популяций известно на Камчатке (Трофимов, 2002). При этом популяции сельди, обитающие в лагуне, расположенной неподалеку от метеорологической станции Топата, в оз. Оленьем и бухте Тарья, пока не изучались. Краткие сообщения о них имеются в материалах Камчатского областного архива и библиотеки КамчатНИРО за 1920–1930-е гг. и работах 1960-х гг. (Отчет старшего инспектора ..., 1923; Авачинский рыбопромышленный комбинат, 1937; Полутов, 1960; Прохоров, 1965; Полутов и др., 1966). По сообщению сотрудников Севострыбвода В.В.Вертянкина и В.С.Никулина, а также сотрудницы КамчатНИРО Е.А.Архиповой, сельдь обитает в лагунах Гладковской и Жировской на о. Медном (Командорские острова). Три популяции населяют лагуны о. Сахалин, одна — о. Большой Шантар (Амброз, 1931; Алексеев и др., 2004), две — Приморья (Шабельский, 1996), пять — о. Хоккайдо и три обитают в лагунах на восточном побережье о. Хонсю.

По устным сообщениям сотрудников хоккайдской рыбохозяйственной экспериментальной станции Т.Кобаяши и Н.Такashi, сельдь перестала заходить на зимовку и нерест в оз. Ноторо после строительства гидротехнических сооружений в проливе, соединяющем это озеро с морем. Ранее в этом водоеме встречались рыбы озерной формы и “мигранты” — представители морской популяции, заходившие в данный водоем на нерест (Каппо, 1980). Кроме популяций, показанных на рис. 3, есть сообщение, что сельдь населяет незамерзающую зимой бухту Бротон на о. Симушир, однако автор не относит ее к какой-либо форме (Тихенко, 1914). По сведениям сотрудников ЧукотТИНРО Е.В.Голубь и Д.М.Литовки, в августе—сентябре сельдь заходит в озера (лагуны) Кайпыльгын и Пекульнейское на северном побережье Корякского нагорья, в Уэлькальскую лагуну в Анадырском заливе и в зал. Лаврентия на Чукотском полуострове. Н.И.Науменко наблюдал нерест сельди в заливах на юге Чукотского полуострова. Однако остается ли она в этих водоемах зимой — неизвестно, и поэтому невозможно отнести ее к какой-либо форме.

Таким образом, северная граница распространения озерной сельди из-за слабой изученности этого вида у берегов Чукотки точно не установлена. Самая северная из известных популяций обитает в водах, омывающих Корякское нагорье. Прибрежная и морская формы распространены значительно шире. Северное распространение морской формы охватывает воды Анадырского залива и Берингова пролива (Wespestad, 1991; Науменко, 2001), а прибрежная форма

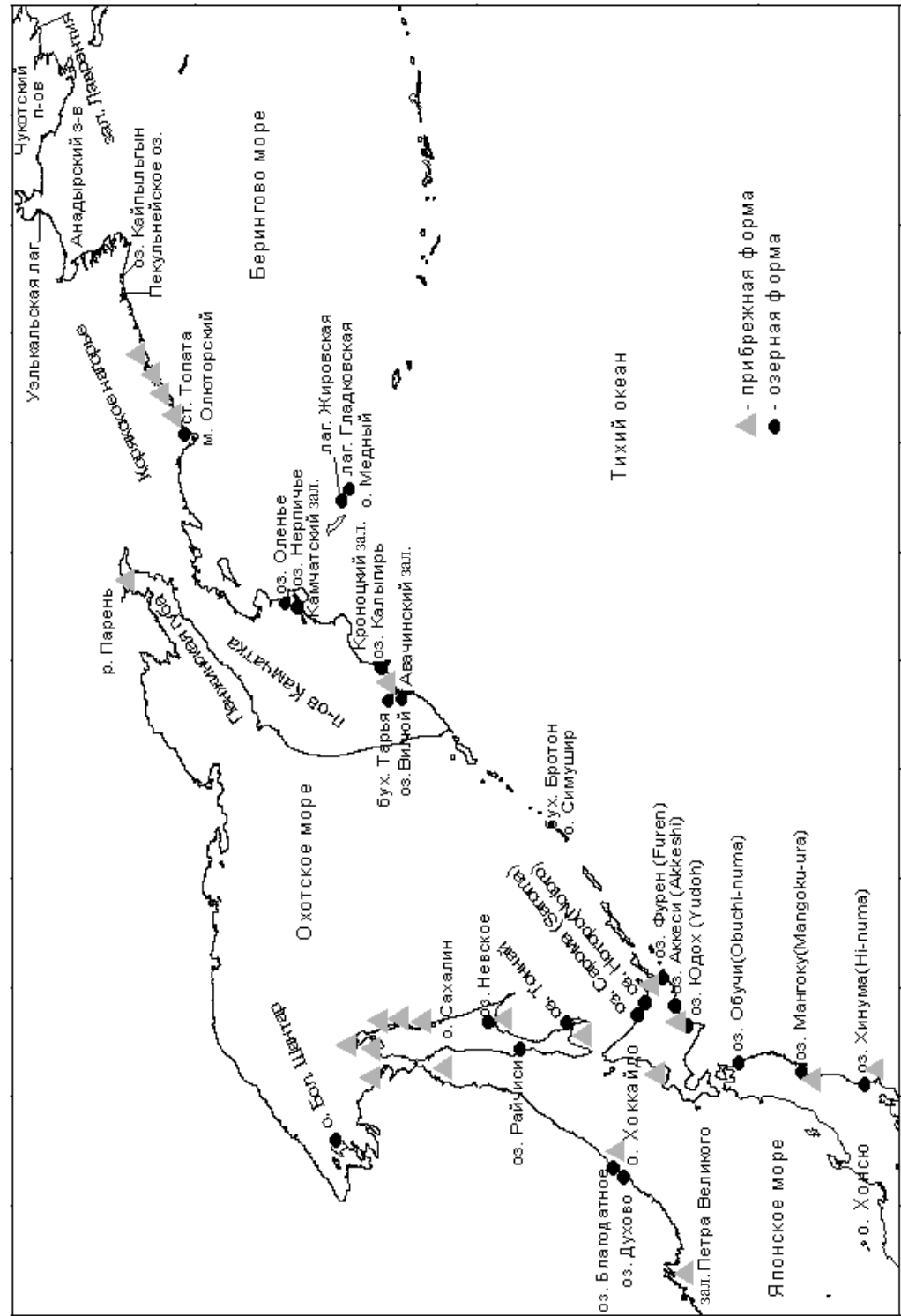


Рис. 3. Схема распространения популяций прибрежной и озерной форм сельди в водах дальневосточных морей (Амброз, 1931; Кагановский, Полотов, 1950; Прохоров, 1965; Посадова, 1985; Lizuka, Morita, 1991; Шабельский, 1996; Рыбникова и др., 1998; Науменко, 2001)

Fig. 3. Distribution of populations of coastal and lacustrine (lake herring) morphs of herring in the waters of Far East seas (Амброз, 1931; Кагановский, Полотов, 1950; Прохоров, 1965; Посадова, 1985; Lizuka, Morita, 1991; Шабельский, 1996; Рыбникова и др., 1998; Науменко, 2001)

распространена вдоль всего азиатского побережья Арктики (Пономарева, 1951; Марти, 1980) и у берегов Северной Америки, в Чукотском море и море Бьюфорта (Науменко, Джангильдин, 1987; Weststad, 1991; Hay et al., 2001). На юге озерная форма (так же, как и прибрежная) расселяется до 36° с.ш. Морская форма проникает немного южнее и в Азии встречается в Желтом море у берегов Южной Кореи до 34° с.ш. (Chang, 1983), в Америке у северо-западного побережья Калифорнии, в зал. Сан-Диего, на широте 32° с.ш. (Hay et al., 2001). При широком заселении прибрежной и морской формами сельди окраинных районов Северной Пацифики популяции озерной формы встречаются только на о-вах Хоккайдо, Сахалин и Большой Шантар, восточном побережье п-ова Камчатка и у берегов Корякского нагорья.

Геологическая история биотопов озерной сельди

Как уже упоминалось выше, все водоемы, в которых зимует и размножается озерная сельдь, по своему геоморфологическому строению и гидрологическому режиму являются лагунами. Известно, что формирование этих водоемов происходит при поднятии или опускании участков морских побережий (Буданов и др., 1960; Леонтьев, 1960). Этот процесс подробно описан во многих авторитетных публикациях по геологии морских побережий и экологии морских организмов (Леонтьев, 1960; Зенкович, 1962; Тихий океан ..., 1967; Левин, Коробков, 1998; и др.).

В большинстве случаев образование лагуны происходит под влиянием гидродинамических процессов, возникающих при встрече морских волн с речным течением. При этом происходит перераспределение аккумулятивного материала, приносимого рекой и морем и являющегося исходным при построении подводного бара. Постепенно бар растет и движется к берегу за счет накопления обломочного материала и переброски его волнами со стороны, обращенной к морю, на береговую сторону. В результате роста бара в высоту и выхода его на меньшие глубины он становится надводной формой. При дальнейшем продвижении к берегу он иногда причленяется в одной или нескольких точках к коренному берегу, становясь замыкающей пересыпью, а расположенная за ним часть морской акватории — лагуной.

Благодаря различиям в строении береговой линии, слагающих ее коренных пород и разнообразию рельефообразующих факторов лагуны, населенные озерной сельдью, можно разделить на две группы: образованные на месте древних морских заливов и в ложе фиордов. Из водоемов Дальнего Востока к лагунам фиордового происхождения относят озера Виллюй, Калыгирь и лагуну вблизи от бывшей метеорологической станции Топата (Каплин, 1962; Геология СССР ..., 1964). Фиорд имеет ледниковое происхождение, и, в отличие от глубоко врезающегося в сушу морского залива, в его устье расположен порог из обломочного материала, принесенного ледником. Этот порог является аналогией песчаному бару в устье лагуны. Иногда при наличии речного стока на его месте образуется типичный песчаный бар (озера Калыгирь и Виллюй), и такой водоем становится трудно отличить от типичной лагуны. Поэтому, несмотря на некоторые морфологические и генетические различия, все данные водоемы характеризуются одинаковыми гидрологическими процессами, присущими лагунам.

Для понимания процесса внутривидовой дифференциации тихоокеанской сельди важно знать, что послужило причиной образования лагун, а именно — поднятие или опускание берега. Можно представить, что в первом случае образование озерной формы происходит постепенно, вместе с формированием лагуны из населенного сельдью морского залива, во втором — сельдь заселяет новые акватории, формирующиеся в месте береговых депрессий, заполняемых водой. В связи с этим необходимо подробнее разобраться в том, как происходило формирование лагун, населенных сельдью, в том или ином районе ее обитания.

Современные очертания береговой линии дальневосточных морей сформировались в четвертичный период, характеризующийся сложностью геоморфологических и климатических изменений (Жузе, 1962; Геология СССР ..., 1964, 1970; Линдберг, 1972; История развития ..., 1974), и были в основном определены уровнем послеледниковой трансгрессии, с которой связано широкое распространение ингрессионных и лагунных берегов (Зенкович и др., 1960).

На Камчатке все лагуны, населенные сельдью, расположены вдоль восточного берега, в районах мысов, у юго-восточной Камчатки, в Авачинской губе и южнее ее. Судя по геологическим данным, эти районы связаны с наиболее активным тектоническим поднятием суши в четвертичный период вплоть до его современного этапа (Буданов и др., 1960; Геология СССР ..., 1964; История развития ..., 1974; и др.). И наоборот, многочисленные лагуны западного побережья Камчатки, сформированные в результате его опускания (там же), посещаются сельдью лишь случайно во время летних нагульных миграций (Токранов, 1994). Хотя нерест ее в этих районах периодически наблюдался в 1930-е гг. (Костюченко, 1936–1940, цит. по: Правоторова, 1965) и в 1999–2001 гг. сотрудниками КамчатНИРО (Трофимов, 2000), но происходил он в море на участках сублиторали в непосредственной близости от устьев рек и лагунных протоков.

Небольшой участок земной коры к северу от мыса Олюторского, на котором расположена лагуна с обитающей в ней топатской сельдью, также испытывает унаследованные восходящие движения с начала четвертичного времени (Буданов и др., 1960).

На Командорских островах активное тектоническое поднятие началось в середине четвертичного периода и не прекращается до настоящего времени (Гурьянова, 1935; История развития ..., 1974). Причем восходящие движения на о-вах Беринга, Медном и Камчатском полуострове в этот период происходили синхронно и с одинаковой скоростью.

Теперь, когда известно, что на Камчатке, Корякском нагорье и Командорских островах лагуны, населенные озерной сельдью, сформировались в результате поднятия земной коры, можно уточнить, как и когда начался здесь этот процесс. В четвертичный период изменения уровня моря происходили не только в результате тектонических движений, но и в связи со сменой ледниковых эпох (таянием или возникновением ледников), которых было множество (Жузе, 1962; История развития ..., 1974; и др.). Очевидно, нам стоит ограничиться временем, когда данные водоемы в последний раз были морскими заливами. Если судить по времени образования морских террас, то наиболее благоприятной была вторая половина климатического оптимума голоцена в интервале 6,0–7,5 тыс. лет назад (История развития ..., 1974). Уровень моря в этот период достигал наибольшей высоты по сравнению с современным (+3 м), а затем понизился, в связи с начавшимся похолоданием, отступлением моря и, очевидно, тектоническим поднятием суши со скоростью около 2,0–2,1 мм в год. Более ранние периоды не могут быть использованы нами для описания эволюции биотопов озерной сельди, поскольку уровень моря вплоть до среднего плейстоцена был ниже современного на десятки метров.

Так же и в то же время происходило формирование лагун Сарома и Ноторо (Saroma and Notoro) на охотском берегу о. Хоккайдо (Ohshima et al., 1966). По данным археологических и палеонтологических проб, взятых со дна и на берегах озера, радиоуглеродным методом был определен возраст морских террас, окружающих эти водоемы. Их образование почти в точности повторяет схему формирования подобных террас на Камчатке. Примерно в середине голоцена, 7,0–4,0 тыс. лет назад, уровень моря был на 1–3 м выше современного. На месте лагун существовали мелководные заливы (Saroma east bay, Saroma west bay, Tokoro bay и Notoro bay). Около 4,0 тыс. лет назад началось формирование приустьевых баров, со временем превратившихся в косы и обусловивших появ-

ление (около 3,0 тыс. лет назад) двух водоемов — “озер” Сарома и Ноторо. В более раннее, чем 6,0–7,0 тыс. лет назад, время уровень моря был ниже современного. Так, морские террасы верхнего плейстоцена (10,0 тыс. лет назад) в настоящее время расположены в Охотском море на глубине 20–30 м.

С климатическим оптимумом голоцена связано происхождение оз. Айнско-го (Райчиси) — лагуны, расположенной на юго-западном побережье Сахалина (Бровко, 1984, цит. по: Никифоров, 1999). Формирование данного водоема и других лагун на юге Сахалина в этот период происходило под влиянием тектонического поднятия и эвстатических изменений уровня моря, причем замедление эвстатического повышения уровня Мирового океана при продолжающемся тектоническом поднятии берега вызвало вначале стабилизацию положения береговой линии, а затем и регрессию моря, которая наблюдается на юге Сахалина в настоящее время (Основные черты ..., 1961).

В.И.Буданов с соавторами (1960) относит весь южный Сахалин и северную часть о. Хоккайдо к участкам земной коры, испытывающим современное интенсивное тектоническое поднятие. Под современным поднятием данные авторы подразумевают вертикальные движения побережий морей на протяжении нескольких последних тысячелетий. По их данным, все лагуны, населенные на этих островах озерной формой сельди, сформированы в результате тектонического поднятия берега. При этом северное (заливы Байкал, Помрь, Куэгда), северо-восточное (заливы Пильтун, Чайво, Ныйский, Набильский) и северо-западное побережья испытывают опускание. Известно, что сельдь заходит лишь в некоторые из водоемов, расположенных на этих побережьях, и только в летний и осенний периоды, во время размножения и нагула (Веденский, 1950; Миграции и распределение ..., 1958; Фролов, 1964, 1968; Гриценко, 2002).

Подобным образом охарактеризованы процессы геологических изменений берегов о. Сахалин и японских островов в книгах “Основные черты ...” (1961), “Тихий океан ...” (1967) и “Геология СССР ...” (1970). Японские острова принадлежат к одному из наиболее сейсмичных районов земного шара. Почти повсеместное распространение морских четвертичных террас на побережье Японии от о. Хоккайдо до о. Кюсю свидетельствует об одновременном поднятии всей группы островов в четвертичное время. Однако на современном его этапе поднятие испытывают участки побережья, прилегающие к горным хребтам и полуостровам тихоокеанского побережья о-вов Хоккайдо и Хонсю, где расположены лагуны, населенные озерной сельдью. На всем япономорском побережье этих островов отмечается погружение берегов.

Безусловно, картина формирования биотопов озерной сельди не является полной без знания эволюции береговой линии о. Большой Шантар, Приморья и сведений о распространении этой формы у берегов Чукотки. Тем не менее можно заключить, что в формировании большинства известных биотопов озерной сельди принимали участие два геологических процесса: эвстатические изменения уровня моря в среднем голоцене (6,0–7,5 тыс. лет назад) и интенсивное тектоническое поднятие суши в последующий период. Причем под эвстатическими изменениями большинство из названных ранее исследователей понимают послеледниковые трансгрессию и последовавшую за ней регрессию моря. Авторы книги “Тихий океан ...” (1967) считают, что трансгрессия моря не прекращалась в последние 5,0–6,0 тыс. лет. По их мнению, в этот период было несколько этапов ее замедления и ускорения. В этом случае формирование биотопов озерной сельди происходило под влиянием послеледниковой трансгрессии моря и дальнейшей регрессии его не под влиянием похолодания (История развития ..., 1974), а под воздействием тектонического поднятия, опережающего рост уровня моря.

Таким образом, озерная форма сельди населяет водоемы (лагуны), наиболее обособившиеся в результате интенсивного тектонического поднятия.

Океанологическая зональность и распространение тихоокеанской сельди

Как было указано выше, ареал распространения озерной формы сельди в Тихом океане связан с азиатскими берегами и ограничен с севера водами, омывающими Корякское нагорье, с юга — 36° с.ш. Значительная часть этой акватории входит в тихоокеанскую субарктическую или умеренную климато-океанологическую зону, определяемую распространением субарктических водных масс, обращающихся в системе Субарктического циклонического макрокруговорота (Шунтов, 2001; Дулепова, 2002). Исключением является лишь восточное побережье о. Хонсю — место обитания самых южных популяций озерной и прибрежной форм сельди, омываемое водами зоны Субарктического (Полярного) фронта. Здесь проходит граница между водами субарктической и субтропической структур, характеризующаяся особенно сложной динамикой из-за взаимодействия холодных субарктических вод с пониженной соленостью и теплых более соленых субтропических вод (Pearcy, 1991; Шунтов, 2001; и др.). У берегов Японии это взаимодействие выражается в интенсивном перемещении двух встречно-направленных течений Ойясио и Куроисио. Однако распространение сельди на юг, в воды Субарктического (Полярного) фронта, обусловливается влиянием субарктических водных масс, поскольку северо-восточное побережье о. Хонсю в наибольшей мере подвержено влиянию субарктических течений.

Основной поток Куроисио выходит в открытый океан и далее сворачивает на восток южнее о. Хонсю (Покудов, Манько, 1976; Булатов, 1980; Покудов и др., 1980). Вдоль побережья этого острова в летнее время распространяются преимущественно холодные субарктические воды, в то время как Куроисио проходит в нескольких десятках миль от побережья.

Помимо этого, границы зоны смешения являются подвижными. В летнее время, с усилением притока теплых вод с юга, субтропические и тропические виды проникают в Субарктическую зону, в зимнее время, наоборот, различные виды холодноводных планктонов проникают южнее в зону Субарктического фронта (Шунтов, 2001). Как было сказано выше, это вполне соответствует биологии озерной или прибрежной форм сельди, у которых обитание в лагунах, бухтах или заливах связано только с периодом зимовки и размножения, т.е. с самым холодным временем года.

Проникновение морской формы на юг, очевидно, также связано с субарктической водной массой, которая вдоль азиатского побережья проникает в зону Полярного фронта под слоем относительно теплых субтропических вод (Покудов, Манько, 1976; Шунтов, 2001); и сельдь, населяющая Желтое море, так же как и многие другие представители умеренной зоны в водах Полярного фронта, во время нагула обитает на больших глубинах, чем на севере ареала (Chang, 1983; Шунтов, 2001). Обитание сельди на юге ареала у американского побережья объясняется влиянием апвеллинга холодных субарктических водных масс у берегов Калифорнии (Марти, 1980).

По своим гидрологическим условиям вышеназванные океанологические зоны неоднородны (Шунтов, 2001). В пределах субарктической зоны выделяют несколько природных комплексов различного иерархического порядка, связанных с крупными циклоническими круговоротами вод второго порядка: охотоморским, берингоморским, западным субарктическим, аляскинским и вод Японского моря, кроме того, различают западную и восточную ее части. В зоне Субарктического фронта также наблюдается ряд переходных областей между ее северной и южной границами. Тем не менее существует множество признаков, позволяющих рассматривать эти зоны как самостоятельные структурные единицы, среди которых важнейшими являются распространение первичных водных масс и населяющих их гидробионтов, имеющих сходные черты биологии. Одним из таких

признаков можно считать связь распространения озерной сельди и субарктической водной массы.

А.Н.Световидов (1952) отмечал, что способность образовывать проходные формы, к которым, вероятно, можно отнести и озерную или прибрежную сельдь, свойственна всем представителям семейства сельдевых, обитающим в умеренной зоне. В Арктике проходные формы сельдевых отсутствуют.

Однако в контексте наших представлений о формах сельди, подробно освещенных в первом разделе, это высказывание не совсем верно, поскольку Арктику населяет в основном ее прибрежная форма (Пономарева, 1951; Nau et al., 2001; и др.). Она зимует и размножается в заливах, губах, бухтах и лагунах поблизости от устьев незамерзающих рек. И наоборот, в Арктике распространение популяций морской формы ограничено Беринговым морем или, в Атлантике, районами, находящимися под влиянием теплого течения Гольфстрим. Последние принадлежат к группе атлантическо-скандинавских сельдей, населяющих воды Баренцева, Норвежского и Гренландского морей и в настоящее время относимых к другому виду рода *Clupea* (Марти, 1980; Родионов, Кровнин, 1990; Селиверстова, 1990; Toresen, 2001).

Литература

Авачинский рыбопромышленный комбинат / Государственный архив Камчатской области. Фонд 541; Опись № 1; Дело 14. — М., 1937. — 202 с.

Алексеев С.С., Груздева М.А., Скопец М.Б. Ихтиофауна Шантарских островов // Вопр. ихтиол. — 2004. — Т. 44, № 1. — С. 42–58.

Алексеев Ф.Е. О теоретических предпосылках и методиках рыбохозяйственных популяционных исследований // Внутривидовая дифференциация морских промысловых рыб и беспозвоночных. — Калининград: АтлантНИРО, 1984. — С. 5–19.

Амброз А.И. Сельдь Халыгера, Авачинской губы и большещельского района // Рыб. хоз-во Дальнего Востока. — 1930. — № 9–10–11. — С. 55–58.

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

Аюшин Б.Н. Весенняя сельдь северо-западной части Охотского моря // Изв. ТИНРО. — 1947. — Т. 25. — С. 3–31.

Батальянц К.Я. Из опыта исследований структуры вида промысловых рыб // Внутривидовая дифференциация морских промысловых рыб и беспозвоночных. — Калининград: АтлантНИРО, 1984. — С. 19–28.

Батальянц К.Я. О сезонных расах сельди северо-восточной Атлантики // Экология. — 1971. — № 6. — С. 42–47.

Буданов В.И., Ионин А.С., Каплин П.А., Медведев В.С. Современные вертикальные движения берегов морей Советского Союза // Морская геология: Международный геологический конгресс: 21-я сессия. — М.: АН СССР, 1960. — С. 175–187.

Булатов Н.В. Некоторые черты синоптической и межсезонной изменчивости в системе вод Курошио по данным метеорологических спутников Земли (1974 г.) // Тр. ДВНИГМИ. — 1980. — Вып. 80. — С. 34–45.

Веденский А.П. Некоторые данные о сельди восточного Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1950. — Т. 32. — С. 56–63.

Геология СССР. Камчатка, Курильские острова. Геологическое описание. — М.: Недра, 1964. — Т. 31, ч. 1. — 734 с.

Геология СССР. Остров Сахалин. Геологическое описание. — М.: Недра, 1970. — Т. 33. — 432 с.

Грант В. Эволюция организмов. — М.: Мир, 1980. — 407 с.

Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). — М.: ВНИРО, 2002. — 248 с.

Гриценко О.Ф., Шилин Н.И. Экология размножения сельди Ныйского залива (Сахалин) // Биол. моря. — 1979. — № 1. — С. 58–65.

Гурьянова Е.Ф. Командорские острова и их морская прибрежная фауна и флора // Природа. — 1935. — № 11. — С. 64–72.

Дулепова Е.П. Сравнительная биопродуктивность макроэкосистем дальневосточных морей. — Владивосток: ТИНРО-центр, 2002. — 274 с.

- Жузе А.П.** Стратиграфические и палеогеографические исследования в северо-западной части Тихого океана. — М.: АН СССР, 1962. — 260 с.
- Зенкович В.П.** Основы учения о развитии морских берегов. — М.: АН СССР, 1962. — 711 с.
- Зенкович В.П., Леонтьев О.К., Невеский Е.Н.** Влияние эвстатической позднеледниковой трансгрессии на развитие прибрежной зоны морей СССР // Морская геология. — М.: АН СССР, 1960. — С. 154–163.
- Иванкова З.Г., Козлов Б.М.** Сельдь восточного побережья Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 65. — С. 12–19.
- История развития рельефа Сибири и Дальнего Востока. Камчатка, Курильские и Командорские острова.** — М.: Наука, 1974. — 440 с.
- Кагановский А.Г., Полутов И.А.** Сельдь Пенжинского залива // Изв. ТИНРО. — 1950. — Т. 32. — С. 37–53.
- Каплин П.А.** Фиордовые побережья Советского Союза. — М.: АН СССР, 1962. — 188 с.
- Кафанов А.И., Борисовец Е.Э., Волвенко И.В.** О применении кластерного анализа в биогеографических классификациях // Журн. общ. биол. — 2004. — Т. 65, № 3. — С. 250–265.
- Качина Т.Ф.** Сельдь западной части Берингова моря. — М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1981. — 122 с.
- Кузнецов В.В., Мина М.В.** О популяционной структуре видов применительно к проблемам динамики численности рыб и регулирования их промысла // Теория формирования численности и рационального использования стад промысловых рыб. — М.: Наука, 1985. — С. 28–35.
- Лагунов И.И.** Озерная форма сельди Нерпичьего озера и ее хозяйственное значение: Сводный отчет / КоТИНРО. Инв. № 282. — Петропавловск-Камчатский, 1938. — 44 с.
- Левин В.С., Коробков В.А.** Экология шельфа: проблемы промысла донных организмов. — СПб.: ЭЛМОР, 1998. — 224 с.
- Леонтьев О.К.** Типы и образование лагун на современных морских берегах // Морская геология. — Л.: АН СССР, 1960. — С. 188–196.
- Линдберг Г.У.** Крупные колебания уровня океана в четвертичный период. — Л.: Наука, 1972. — 548 с.
- Марти Ю.Ю.** Миграции морских рыб. — М.: Пищ. пром-сть, 1980. — 248 с.
- Миграции и распределение сельдей в водах Сахалина.** — М.: ВНИРО, 1958. — 45 с.
- Науменко Н.И.** Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. — Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2001. — 334 с.
- Науменко Н.И., Джангильдин Ч.А.** Распределение планктона и некоторых видов рыб в южной части Чукотского моря // Биологические ресурсы Арктики и Антарктики. — М.: Наука, 1987. — С. 224–238.
- Никифоров С.Н.** К истории формирования ихтиофауны внутренних водоемов южной и центральной частей западного Сахалина // Вопр. ихтиол. — 1999. — Т. 39, № 4. — С. 564–566.
- Николаев А.С., Антонов Н.П., Науменко Н.И., Трофимов И.К.** Опыт гидроакустической оценки нерестового запаса лагунно-озерной сельди оз. Нерпичье // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский: КоТИНРО, 1993. — Вып. 2. — С. 209–215.
- Основные черты геологии и гидрологии Японского моря.** — М.: ИОАН СССР, 1961. — 224 с.
- Отчет старшего инспектора товарища Семенова И.И. по обследованию правил рыболовства в Охотско-Камчатском крае на посыльном судне “Красный вымпел”** / Государственный архив Камчатской области. Фонд 210; Дело 9. — Владивосток, 1923. — 51 с.
- Панин К.И.** Материалы к систематике и расовому составу морских сельдей Камчатки: Отчет о НИР / КоТИНРО. Инв. № 391. — Петропавловск-Камчатский, 1941. — 28 с.
- Пискунов И.А.** Материалы по биологии сельди Гижигинской губы // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 39. — С. 59–72.
- Покудов В.В., Вельяотс К.О., Манько А.Н.** Горизонтальная циркуляция вод и вертикальная структура течений в северной части Тихого океана летом 1976 г. // Тр. ДВНИГМИ. — 1980. — Вып. 80. — С. 23–33.

- Покудов В.В., Манько А.Н.** Краткий обзор состояния изученности некоторых вопросов гидрологии района Курошио // Тр. ДВНИГМИ. — 1976. — Вып. 60. — С. 4–59.
- Полутов И.А.** Морские промысловые рыбы Камчатки. — М.: ВНИРО, 1960. — 33 с.
- Полутов И.А., Лагунов И.И., Никулин П.Г. и др.** Промысловые рыбы Камчатки. — Петропавловск-Камчатский: Дальневост. кн. изд-во, 1966. — 130 с.
- Пономарева Л.А.** О взаимоотношениях сельдей рода *Clupea* // Учен. зап. Горьковского гос. ун-та. — 1951. — Вып. 10. — С. 175–193.
- Посадова В.П.** Межгодовая изменчивость нерестовых подходов сельди залива Петра Великого // Сельдевые северной части Тихого океана. — Владивосток: ТИНРО, 1985. — С. 22–29.
- Правоторова Е.П.** Некоторые данные по биологии гижигинско-камчатской сельди в связи с колебаниями ее численности и изменением ареала нагула // Изв. ТИНРО. — 1965. — Т. 59. — С. 102–128.
- Пробатов А.Н.** Распределение и численность нерестовой сельди у восточных берегов Японского моря // Изв. ТИНРО. — 1954. — Т. 39. — С. 21–58.
- Пробатов А.И., Фролов А.И.** К вопросу о происхождении сельди озера Тунайча (Тоннай) // Учен. зап. Ростовского-на-Дону гос. ун-та. — 1958. — Т. 51, вып. 6. — С. 33–35.
- Пробатов А.И., Фролов А.И.** Сельдь оз. Тоннай // Изв. ТИНРО. — 1951. — Т. 35. — С. 98–104.
- Прохоров В.Г.** О типах нерестилищ тихоокеанской сельди // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 328–330.
- Прохоров В.Г.** Топатское стадо озерной сельди. Петропавловск-Камчатский // Вопр. географии Камчатки. — 1965. — Вып. 3. — С. 115–116.
- Пушкаръ В.С., Короткий А.М.** Палеографические условия осадконакопления в голоценовой лагуне залива Восток (на примере изучения диатомей) // Вопросы геоморфологии и четвертичной геологии юга Дальнего Востока СССР. — Владивосток: Дальневосточный геологический институт, 1975. — С. 111–117.
- Пушникова Г.М., Рыбникова И.Г.** О популяционной структуре сельди северо-западной Пацифики // Тез. докл. Всесоюз. конф. “Рациональное использование биоресурсов Тихого океана”. — Владивосток: ТИНРО, 1991. — С. 169–170.
- Родионов С.Н., Кровнин А.С.** Изменения климата северного полушария и их влияние на условия обитания атлантическо-скандинавской сельди // Сб. докл. 4-го сов.-норв. симпоз. “Биология и промысел норвежской весеннерестующей сельди и путасу северо-восточной Атлантики”. — Мурманск: ПИНРО, 1990. — С. 148–161.
- Румянцев А.И.** Характеристика генетического состава сельдей Охотского моря в нерестовых и нагульных скоплениях в 1963 г. // Аннотации научных работ по исследованию сырьевой базы рыбной промышленности Дальнего Востока в 1963–1964 гг. — Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1967. — С. 42–44.
- Рыбникова И.Г.** Популяционная структура тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* (*Valenciennes*) Японского и Охотского морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток: ДВГУ, 1999. — 23 с.
- Рыбникова И.Г., Пушникова Г.М.** Популяционно-генетические исследования тихоокеанской сельди северо-восточного Сахалина и Сахалинского залива // Тез. докл. Всесоюз. конф. “Рациональное использование биоресурсов Тихого океана”. — Владивосток: ТИНРО, 1991. — С. 170–171.
- Рыбникова И.Г., Пушникова Г.М., Беседнов Л.Н.** Взаимодействие сахалино-хоккайдской сельди *Clupea pallasii* с другими популяциями этого вида в водах Сахалина // Биол. моря. — 1998. — Т. 24, № 4. — С. 218–227.
- Световидов А.Н.** Сельдевые (*Clupeidae*). Фауна СССР. — М.; Л.: АН СССР, 1952. — Т. 2, вып. 1. — 412 с.
- Селиверстова Е.И.** Структура нерестового стада и популяционная плодовитость атлантическо-скандинавской сельди // Сб. докл. 4-го сов.-норв. симпоз. “Биология и промысел норвежской весеннерестующей сельди и путасу северо-восточной Атлантики”. — Мурманск: ПИНРО, 1990. — С. 61–121.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.** Очерк учения о популяции. — М.: Наука, 1973. — 278 с.
- Тихенко С.А.** Об островах Тюленьем и Курильском // Материалы к познанию русского рыболовства. — Петроград, 1914. — Т. 3, вып. 5. — С. 62–95.
- Тихий океан. Берега Тихого океана.** — М.: Наука, 1967. — 376 с.

Токранов А.М. Состав сообщества рыб эстуария р. Большая (западная Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 1994. — Т. 34, № 1. — С. 5–12.

Трофимов И.К. Некоторые проблемы исследований сельди *Clupea pallasii*, обитающей у берегов Камчатки // Тез. докл. 3-й науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. — Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2002. — С. 243–244.

Трофимов И.К. О репродуктивной биологии гижигинско-камчатской сельди (часть 1): Отчет о НИР / КамчатНИРО. Инв. № 6519. — Петропавловск-Камчатский, 2000. — 34 с.

Трофимов И.К., Бонк А.А., Василец П.М. Особенности нереста сельди у берегов Западной Камчатки и рекомендации для ее контрольного лова ставными неводами // Тез. докл. междунар. науч.-практ. конф. “Прибрежное рыболовство — 21-й век”. — Южно-Сахалинск: Сахалин. обл. кн. изд-во, 2001. — С. 147–148.

Тюрнин Б.В. К вопросу о запасах охотской сельди // Изв. ТИНРО. — 1965а. — Т. 59. — С. 71–81.

Тюрнин Б.В. Материалы по биологической характеристике сельди Аянского района // Изв. ТИНРО. — 1965б. — Т. 59. — С. 82–91.

Тюрнин Б.В. Нерестовый ареал охотской сельди // Изв. ТИНРО. — 1973. — Т. 86. — С. 12–21.

Фархутдинов Р.К., Леонов Ю.В., Пастырев В.А. Особенности нереста охотской сельди // Рыб. хоз-во. — 1989. — № 11. — С. 19–21.

Фролов А.И. Морфологическая характеристика сельдей вод Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1964. — Т. 55. — С. 39–53.

Фролов А.И. О локальных формах сахалинской сельди // Изв. ТИНРО. — 1950. — Т. 32. — С. 65–71.

Фролов А.И. Распределение и условия обитания озерных сельдей в водах Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 65. — С. 20–34.

Ханомура. О сельдях северо-западной части Тихого океана: Хоккайдское отделение Суйсанкэнкюдзе (НИИ рыбного хозяйства) за 1957. — № 12. — 35 с. (Пер. с яп.)

Шабельский Д.Л. Особенности биологии сельди северного моря // Тез. докл. юбил. науч. конф. “Рыбохозяйственные исследования океана”. — Владивосток: Дальрыбвтуз, 1996. — С. 103–105.

Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. — Владивосток: ТИНРО-центр, 2001. — Т. 1. — 580 с.

Blaxter J.H.S., Holliday F.L.T. The behavior and physiology of herring and others clupeids // Advances Mar. Biol. — 1963. — Vol. 1, № 5. — P. 261–293.

Chang C.Y. The herring (*Clupea harengus pallasii*) and its fisheries in the Yellow Sea // FAO Fish. Rep. — 1983. — Vol. 2, № 291. — P. 85–94.

Hay D.E. Reproductive biology of pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1985. — № 42 (Suppl. 1). — P. 111–126.

Hay D.E., Toresen R., Stephenson R. et al. Taking stock: an inventory and review of world herring stocks in 2000 // Herring: Expectations for a New Millennium. — Anchorage, Alaska: University of Alaska Sea Grant College Program, 2001. — P. 381–454.

Hourston A.S. Homing by Canada's west coast herring to management units and divisions as indicated by tag recoveries // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1982. — № 39. — P. 1414–1422.

Ivshina E.R. Resource condition of herring populations caught by fisheries in Sakhalin island waters (Review) // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. — 2002. — № 62. — P. 9–15.

Kääriä J., Naarminen M., Eklund J. et al. A tagging experiment on spring-spawning baltic herring (*Clupea harengus membras*) in southwest Finland in 1990–1998 // Herring: Expectations for a New Millennium. — Anchorage, Alaska: University of Alaska Sea Grant College Program, 2001. — P. 599–609.

Kanno Y. The relationship between land-locked and migratory herring based on scale analysis // Bull. of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University. — 1980. — Vol. 31, № 2. — P. 175–183.

Kobayashi T. Some biological characteristics and enhancement of local herring populations in northern Japan // Herring 2000. An Intern. Sympos. on Expectation for a New Millennium. — Anchorage, Alaska, 2000. — P. 68.

Kobayashi T. Biological characteristics and stock enhancement of lake Furen herring distributed in northern Japan // Herring: Expectations for a New Millennium. — Anchorage, Alaska: University of Alaska Sea Grant College Program, 2001. — P. 573.

Lizuka A., Morita S. Review of herring fishery and its biological research in Japan // Mar. Behav. Physiol. — 1991. — Vol. 18. — P. 227–302.

Ohshima K., Watanabe H., Satake T. et al. Ecological study of lake Saroma, Hokkaido // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. — 1966. — № 6. — P. 1–32.

Pearcy W.G. Biology of the transition region. Biology, oceanography, and fisheries of the North Pacific transition zone and subarctic frontal zone // NOAA Technical Report NMFS. — 1991. — Vol. 105. — P. 39–55.

Rooper C.N., Haldorson L.J., Quinn II T.J. An egg-loss correction for estimating spawning biomass of pacific herring in Prince William Sound, Alaska // Alaska Fish. Res. Bull. — 1998. — Vol. 5, № 2. — P. 137–143.

Rowell K.A., Geiger H.J., Bue B.G. Stock identification of pacific herring in the eastern Bering Sea trawl bycatch and in the Dutch Harbor directed food and bait fishery // Proc. of the Intern. Herring Sympos. — Anchorage, Alaska, 1990. — P. 255–278.

Stephenson R.L. The role of herring investigations in shaping fisheries science // Herring: Expectations for a New Millennium. — Anchorage, Alaska: University of Alaska Sea Grant College Program, 2001. — P. 1–20.

Tanaka N., Takayanagi S. Recent stock structure of herring (*Clupea pallasii*) caught by the coastal fisheries in the mid-northern Japan Sea, Hokkaido, Japan // Sci. Rep. Hokk. Fish. Exp. St. — 2002. — № 62. — P. 57–69.

Toresen R. Spawning stock fluctuations and recruitment variability related to temperature for selected herring (*Clupea harengus*) stocks in the North Atlantic // Herring: Expectations for a New Millennium. — Anchorage, Alaska: University of Alaska Sea Grant College Program, 2001. — P. 315–334.

Wespestad V.G. Pacific herring population dynamics, early life history, and recruitment variation relative to eastern Bering Sea oceanographic factors: A dissertation submitted in partial fulfillment of the requirements for the degree of doctor philosophy. — Wash.: University of Washington, 1991. — 237 p.

Wheeler J.P., Winters G.H. Homing of Atlantic herring (*Clupea harengus harengus*) in Newfoundland waters as indicated by tagging data // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1984. — Vol. 41. — P. 108–117.

Поступила в редакцию 9.12.04 г.