

УДК 597.553.1–116(265.54)

И.К. Трофимов
(КамчатНИРО, г. Петропавловск-Камчатский)

**О ПЛОДОВИТОСТИ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ
CLUPEA PALLASII ОЗЕР НЕРПИЧЬЕ, КАЛЫГИРЬ
И ВИЛЮЙ (ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)**

По материалам наблюдений за биологическим состоянием сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Вилюй (восточная Камчатка), собранным в разные сезоны 1988–1999 гг., дана характеристика репродуктивного цикла рыб этих популяций. Показано, что самыми высокими репродуктивными показателями (индивидуальная абсолютная и относительная плодовитости, гонадосоматический индекс) обладает сельдь оз. Вилюй, самыми маленькими — оз. Нерпичье. При созревании гонад в период обитания в лагунах у сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Вилюй резорбируется значительно большее количество ооцитов по сравнению с рыбами морских популяций. Эта резорбция не прекращается даже в гонадах на IV стадии зрелости. Увеличение плодовитости у рыб, обитающих в лагунах, по сравнению друг с другом и с морской корфо-карагинской сельдью происходит за счет уменьшения размеров их ооцитов.

Trofimov I.K. On fecundity of Pacific herring *Clupea pallasii* in Nerpichye, Kalygyr and Viluy Lakes (East Kamchatka) // Izv. TINRO. — 2006. — Vol. 146. — P. 158–174.

Reproductive cycle of herring in Nerpichye, Kalygyr and Viluy Lakes (East Kamchatka) is considered on the data of biological observations obtained in different seasons of 1988–1999. The herring of Viluy Lake had the highest parameters of reproduction (absolute and relative fecundities, gonad-somatic index) and the herring of Nerpichye Lake — the lowest ones. The average value of relative fecundity at V stage of gonad maturity was 352 eggs/g for the Viluy Lake herring but 341 eggs/g for the Kalygyr Lake herring and 302 eggs/g for the Nerpichye Lake herring. Many oocytes resorbed during gonad maturation while the herring stayed in the lagoons, and this number was much more higher in compare with oceanic herring populations. The resorbence continued even at IV stage of gonad maturity. For example, 7–29 % (in average 20 %) of oocytes resorbed in the gonads of Viluy Lake herring in April–June, 1997. Fecundity of the Viluy Lake herring was heightened in compare with other lacustrine populations and the oceanic Korf-Karaginsky herring population because of smaller size of oocytes.

Изучение репродуктивной биологии таких небольших по численности, генетически и географически разобщенных популяций, как сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Вилюй (рис. 1), дает ценный материал не только для понимания причин их популяционных различий, но и для представления об адаптациогенезе всего вида тихоокеанской сельди, ведь большую часть своего жизненного цикла эти рыбы, в отличие от представителей морской формы данного вида, проводят в лагунах, где зимуют и размножаются. Последняя особенность часто использовалась для их выделения в особую экологическую форму — озерной сельди. Кроме

того, некоторые из репродуктивных показателей рыб этих популяций необходимы для прогнозирования интенсивности их промысловой эксплуатации.

Литературных сведений о плодовитости сельди названных популяций немного (Трофимов, 1995, 1996), и какие-либо сравнительные данные по этому показателю в них практически отсутствуют. Предлагаемая статья является наиболее полным обобщением информации, накопленной почти за десятилетний период наблюдений.

Материалы по сельди оз. Нерпичье собирали из уловов кошелькового (август—сентябрь 1988–1997 гг.) и ставного (июль 1995 г.) неводов в Камчатском заливе,

а также жаберных сетей в озере (январь 1992 г., июнь 1993, 1994 гг., октябрь 1994 г., февраль—март 1996 г.). Сведения о сельди оз. Калыгирь получены в августе—сентябре 1991–1995 гг. и октябре 1996 г. из уловов закидного невода в бухте Калыгирь, в феврале, апреле и мае 2003 г. из уловов ставных сетей, а в марте 1992 г. — из учебных уловов. Выборки сельди оз. Вилуй сделаны из уловов закидного невода и ставных сетей в мае 1993 г., октябре 1996 г., марте, июне и октябре 1997 г., феврале и марте 1998 г., октябре 1999 г. Размер ячеи применяемых кошелькового и закидного неводов — 20 мм, ставных сетей — 18–34 мм. Сведения о количестве собранных материалов приведены в табл. 1.



Рис. 1. Карта района исследований
Fig. 1. The map of the area of research

Таблица 1

Количество полных биологических анализов, определений возраста, плодовитости и диаметров ооцитов, выполненных по сельди озера Нерпичье, Калыгирь и Вилуй в 1988–1997 гг.

Table 1

Sample size of complete biological analyses and age, fecundity and oocyte diameter assessments, made on herrings of Nerpichye, Kalygyr and Viluy Lakes in 1988–1997

Популяция сельди	ПБА*	Проб на возраст	Проб на плодовитость	Измерений диаметра ооцитов
Оз. Нерпичье	7597	7597	453	15400
Оз. Калыгирь	2170	2170	93	5650
Оз. Вилуй	1932	1932	318	12900

* Полный биологический анализ.

В работе также использованы данные лаборатории морских промысловых рыб КамчатНИРО об абсолютной плодовитости 1897 самок корфо-карагинской сельди (популяции морской формы) в 1950–1993 гг. и о диаметре 17400 ее ооцитов на V стадии зрелости гонад в 1970–1990 гг.

Полные биологические анализы выполняли по общепринятой методике (Правдин, 1966). Возраст определяли по чешуе с помощью бинокулярного микроскопа МБС-10.

Величину индивидуальной абсолютной плодовитости получали путем пересчета числа ооцитов в пробе определенной массы на массу яичников. Диаметр ооцитов измеряли под бинокулярным микроскопом (МБС-10) с помощью камеры Богорова и рассчитывали как среднюю максимальной и минимальной осей (Анохина, 1960). Сравнения плодовитости сельди различных популяций проводили по размерным группам, а диаметра ооцитов на V стадии зрелости яичников — по возрастным. Все сравнения проводили с использованием t-критерия Стьюдента (Лакин, 1980). Расчеты выполняли на ПЭВМ с использованием программы Microsoft Excel 2000.

Краткая характеристика репродуктивного цикла и соотношения полов

В отличие от морской формы сельди, которая использует лагуны только для размножения, сельдь, обитающая в камчатских озерах (лагунах) Нерпичье, Калыгирь и Вилюй, мигрирует в эти водоемы осенью и проводит в них зиму. В это время созревание ее гонад происходит за счет эндогенных питательных веществ, поскольку в лагунах сельдь почти не питается (Трофимов, 1999). В мае—июне здесь же происходит ее размножение, после чего она выходит в море на нагул. Сельдь оз. Нерпичье нагуливается в Камчатском заливе, сельдь оз. Калыгирь — в Кроноцком, а сельдь оз. Вилюй — в Авачинском. Морская корфокарагинская сельдь обитает в водах Карагинского, Олюторского заливов и питается почти круглогодично (Качина, 1981). Такой образ питания сказывается в основном на ее жирности, а сроки и продолжительность той или иной стадии зрелости ее гонад почти не отличаются от таковых у сельдей, зимующих в лагунах (Трофимов, 2003).

Сразу после выхода из лагун, а также через некоторое время после этого гонады сельди находятся на второй стадии зрелости, и не участвовавших в нересте молодых рыб бывает трудно визуально отличить от производителей. В июле гонады всех рыб, попадавших в уловы ставного невода в Камчатском заливе, находились на II стадии зрелости (табл. 2, 3). В августе—сентябре, перед заходом в лагуны на зимовку, большинство производителей имеют половые железы на II—III и III стадиях зрелости. Уже через месяц пребывания в лагунах доминируют рыбы с ястыками и семенниками, на III и III—IV стадиях. К январю—марту они в большинстве случаев достигают преднерестовой IV стадии. Иногда наблюдаются межгодовые отличия. Так, в феврале 2003 г. более 70 % производителей сельди в оз. Калыгирь имели гонады на стадии III, которые в третьей декаде мая достигли IV и IV—V стадий. Очевидно, нерест в этом году мог произойти только в начале июня.

Известно, что на III стадии зрелости гонад формируется потенциальная плодовитость рыб, или число половых клеток, вступивших в стадию трофоплазматического роста, в гонадах рыб максимально (Иванков, 2001). Этот период у озерных сельдей Камчатки примерно совпадает со временем окончания нагула, когда количество питательных веществ в их теле также достигает наибольших величин. Впоследствии, по мере созревания гонад и расхода питательных веществ, часть половых клеток резорбируется. В июне, во время нереста сельди, доминируют особи, имеющие текучие гонады на стадиях V и V—VI. Неполовозрелые особи выходят в море на нагул сразу после распаления льда, в апреле—мае. Основная масса производителей покидает лагуны только после нереста, в мае—июне. Отдельные отнерестовавшие особи могут оставаться в лагунах до конца июля.

Соотношение полов у тихоокеанской сельди близко 1 : 1 (Науменко, 2001), однако в возрастных группах могут наблюдаться отклонения от данного соотношения. Младшие возрастные группы сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Вилюй в основном характеризуются небольшим дефицитом самок, старшие, наоборот, — их преобладанием (табл. 4). Это объясняется более ранним созреванием и вступ-

Таблица 2

Стадии зрелости гонад самцов сельди озер Нерпичье, Калыгирь, Виллой в разные месяцы 1988–2003 гг., %

Table 2

Gonad maturity stages of male herring by different months in Nerpichye, Kalygug and Viluy Lakes in 1988–2003, %

Место наблюдений	Месяц	Стадии зрелости гонад										Кол-во проб			
		II	II–III	III	III–IV	IV	IV–V	V	V–VI	VI–II					
Камчатский залив	Июль	100,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	98
Камчатский залив	Август	5,3	6,8	68,8	19,1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1278
Бухта Калыгирь		11,7	63,5	24,8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	145
Камчатский залив	Сентябрь	0,2	7,1	64,6	28,1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	396
Бухта Калыгирь		–	24,9	75,1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	209
Оз. Виллой	–	–	9,5	90,5	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	42
Оз. Нерпичье	–	–	1,6	92,6	5,8	–	–	–	–	–	–	–	–	–	121
Оз. Калыгирь	Октябрь	12,6	3,4	47,9	32,8	3,3	–	–	–	–	–	–	–	–	119
Оз. Виллой		0,9	–	42,1	13,1	43,9	–	–	–	–	–	–	–	–	221
Оз. Нерпичье	Январь	–	–	–	1,2	98,8	–	–	–	–	–	–	–	–	164
Оз. Нерпичье	–	–	–	–	–	100,0	–	–	–	–	–	–	–	–	163
Оз. Калыгирь	Февраль	–	–	75,0	20,0	5,0	–	–	–	–	–	–	–	–	20
Оз. Виллой		–	–	14,5	29,1	56,4	–	–	–	–	–	–	–	–	55
Оз. Виллой	Март	1,4	–	13,6	27,9	57,1	–	–	–	–	–	–	–	–	280
Оз. Калыгирь	Апрель	–	–	–	1,3	98,7	–	–	–	–	–	–	–	–	76
Оз. Калыгирь	Май	–	–	1,4	5,6	36,6	56,4	–	–	–	–	–	–	–	71
Оз. Нерпичье	Июнь	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	20,9	60,9	18,2	564
Оз. Виллой		–	–	–	–	–	1,7	5,9	78,7	13,4	0,3	–	–	–	239

Таблица 3

Стадии зрелости гонад самок сельди озер Нерпичье, Кальгирь, Виллой в разные месяцы 1988–2003 гг., %

Table 3

Gonad maturity stages of female herring by different months in the lakes Nerpichye, Kalgyur and Viluy in 1988–2003, %

Место наблюдений	Месяц	Стадии зрелости гонад										Кол-во проб	Доля самок, %			
		II	II–III	III	III–IV	IV	IV–V	V	V–VI	VI–II	VI–II					
Камчатский залив	Июль	100,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	135	58
Камчатский залив	Август	16,2	70,6	13,0	0,2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	1333	51
Бухта Кальгирь		18,1	81,9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	155	51
Камчатский залив	Сентябрь	18,8	35,3	45,9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	414	51
Бухта Кальгирь		0,9	98,7	0,4	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	231	52
Оз. Виллой		–	98,3	1,7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	58	58
Оз. Нерпичье	Октябрь	0,6	3,3	96,1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	180	59
Оз. Кальгирь		22,9	13,1	64,0	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	175	59
Оз. Виллой		2,4	45,9	51,7	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	290	56
Оз. Нерпичье	Январь	–	–	–	2,2	97,8	–	–	–	–	–	–	–	–	185	53
Оз. Нерпичье	Февраль	0,8	0,8	–	–	98,4	–	–	–	–	–	–	–	–	123	43
Оз. Кальгирь		–	–	86,9	13,1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	130	87
Оз. Виллой		–	–	16,3	34,9	48,8	–	–	–	–	–	–	–	–	43	44
Оз. Виллой	Март	1,4	–	18,9	29,1	50,6	–	–	–	–	–	–	–	–	279	49
Оз. Кальгирь	Апрель	–	–	0,8	5,6	93,6	–	–	–	–	–	–	–	–	124	62
Оз. Кальгирь	Май	–	–	1,1	4,3	82,9	11,7	–	–	–	–	–	–	–	94	57
Оз. Нерпичье	Июнь	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	194	25
Оз. Виллой		–	–	–	–	11,2	0,6	77,0	8,7	25,8	20,1	2,5	–	–	161	40

лением самцов в нерестовую часть стада, большими тратами ими пластических и энергетических ресурсов во время нереста и соответственно меньшей продолжительностью их жизни (Макеева, Никольский, 1965; Анохина, 1969; Шатуновский, 1978, 1980; Нау, 1985; Науменко, 2001).

Индивидуальная абсолютная плодовитость

Индивидуальная плодовитость сельди оз. Нерпичье на IV, IV–V и V стадиях зрелости гонад в июне 1993–1994 гг. изменялась от 25,1 тыс. икринок у 4-годовалой самки длиной 26,0 см до 91,9 тыс. в возрасте 7 лет при длине 29,5 см. Средняя плодовитость составляла 54,1 тыс. ооцитов. Размах изменений плодовитости в размерных группах с интервалом в 1 см достигал 55,0 тыс. икринок (Трофимов, 1995, 1996).

Плодовитость сельди оз. Виллой на тех же стадиях зрелости гонад в июне 1997 г. изменялась от 34,5 тыс. икринок в возрасте 7 лет при длине 26,0 см до 168,0 тыс. у 13-годовалой самки длиной 31,0 см. Среднее значение составило 72,2 тыс. икринок. Размах изменений плодовитости в размерных группах с интервалом в 1 см составлял в среднем 59,6 тыс. икринок.

Плодовитость сельди оз. Калыгирь на IV и IV–V стадиях зрелости гонад в мае 2003 г. варьировала от 25,6 тыс. икринок у 3-годовалой самки длиной 21,5 см до 87,2 тыс. икринок у рыбы длиной 29,0 см в возрасте 9 лет. Средняя плодовитость составила 53,3 тыс. икринок. Размах изменений плодовитости в размерных группах с интервалом в 1 см составлял в среднем 36,6 тыс. икринок.

Количество ооцитов в яичниках сельди зависит от длины, массы тела и возраста самок. Л.Е. Анохина (1969), считая, что для описания этих связей наиболее подходит уравнение степенной функции, в своей работе использует линейное, которое, по мнению ряда исследователей, не менее хорошо аппроксимирует их (Иванков, 2001; Алимов, Богуцкая, 2003). В нашем случае оба уравнения достаточно хорошо описывают зависимость плодовитости от возраста, длины и массы тела. И хотя коэффициенты аппроксимации выше в уравнениях степенной функции, мы воспользовались уравнением линейной из-за простоты его интерпретации при сравнении параметров для сельди исследуемых водоемов. Значения постоянных А и В в этих уравнениях, а также коэффициентов корреляции (r) для сельди озер Нерпичье, Виллой и Калыгирь показаны в табл. 5.

Таблица 4

Доля самок по возрастным группам в осенних уловах сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Виллой, 1988–2003 гг.

Table 4

The percent of females by age groups in autumn catches of herring in Nerpichye, Kalygyr and Viluy Lakes in 1988–2003

Место наблюдений	Показатель	Возраст, лет													Всего	
		1+	2+	3+	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+		14+
Оз. Нерпичье	Кол-во, экз.	21	205	403	484	435	457	367	410	388	254	102	100	43	20	3689
	Доля самок, %	52	45	43	48	55	53	50	49	55	52	53	69	63	60	51
Оз. Калыгирь	Кол-во, экз.	10	82	172	102	103	86	34	21	26	22	24	24	18	–	724
	Доля самок, %	40	49	56	60	56	59	50	43	58	50	63	46	61	–	55
Оз. Виллой	Кол-во, экз.	6	55	31	53	77	64	60	43	33	23	18	15	12	–	490
	Доля самок, %	33	40	42	49	55	66	58	63	58	70	94	53	83	–	57

Таблица 5

Постоянные А, В и коэффициент корреляции (r) в уравнении связи ($y = A + Bx$) между абсолютной плодовитостью, возрастом, длиной и массой сельди озера Нерпичье (июнь 1994 г.), Вилюй (март—апрель, июнь 1997 г.) и Калыгирь (май 2003 г.)

Table 5

The constants A and B and the coefficient (r) in the equation $y = A + Bx$, describing the correlation between the fecundity (number of eggs) and age, length, mass of herring in the populations of Nerpichye (June, 1994), Viluy (March—April, June 1997), Kalygyr (May, 2003) Lakes

Популяция сельди	Параметр	Постоянные		r	Кол-во проб
		A	B		
Оз. Нерпичье	Возраст, лет	28608	3752,5	0,475	76
	Длина, см	-55211	3843,7	0,505	
	Масса, г	12762	162,9	0,564	
Оз. Вилюй (март—апрель)	Возраст, лет	10945	7484,7	0,873	126
	Длина, см	93895	6483,1	0,910	
	Масса, г	5178,5	378,4	0,921	
Оз. Вилюй (июнь)	Возраст, лет	15713	5833,9	0,651	108
	Длина, см	-155058	8075,9	0,671	
	Масса, г	13992	283,6	0,557	
Оз. Калыгирь	Возраст, лет	12505	7703,1	0,761	93
	Длина, см	-72928	5030,1	0,774	
	Масса, г	13069	252,3	0,729	

Судя по этим данным, с увеличением длины, массы или возраста рыбы возрастает количество яиц в яичниках. Рост плодовитости продолжается до конца жизни. При этом, учитывая величину угловых коэффициентов (B), у сельди оз. Вилюй на V стадии зрелости гонад темп увеличения плодовитости больше, чем у сельди оз. Нерпичье. Так, при увеличении длины тела сельди озера Вилюй и Нерпичье на 1 см плодовитость первой возрастает на величину в 2,1 раза больше. При увеличении массы тела на 1 г темп увеличения плодовитости сельди оз. Вилюй в 1,7 раза превышает этот показатель у сельди оз. Нерпичье. При сравнении угловых коэффициентов в уравнениях этих связей для сельди озера Вилюй и Калыгирь различия проявляются не столь однозначно. Темп увеличения плодовитости сельди оз. Вилюй выше по мере увеличения длины и массы тела, но меньше по мере старения рыб.

В процессе созревания ооцитов связь между плодовитостью и длиной, массой тела и возрастом рыб уменьшается. Об этом свидетельствует уменьшение коэффициента корреляции в этих связях у сельди оз. Вилюй в июне (на V стадии зрелости гонад) по сравнению с мартом—апрелем (IV стадия). У сельди оз. Нерпичье наблюдается та же тенденция (Трофимов, 1996). Возможно, это связано со старением и дегенерацией у старших самок большего количества ооцитов по сравнению с молодыми рыбами, которые, несмотря на меньшую потенциальную плодовитость, в состоянии сохранить большее количество ооцитов по мере их созревания.

Ранее отмечалось, что плодовитость сельди оз. Нерпичье не отличается от таковой морских сельдей зал. Петра Великого, корфо-карагинской, де-кастринской и сахалино-хоккайдской (Трофимов, 1995, 1996). Тем не менее можно сказать, что плодовитость озерных сельдей выше, чем морской корфо-карагинской, а самой большой плодовитостью отличается сельдь оз. Вилюй (рис. 2, табл. 6). Однако подобные сравнения дают лишь самые общие представления о величине плодовитости рыб этих популяций, поскольку они основаны на небольшом количестве материала (о чем свидетельствуют значительные колебания средней плодовитости по размерным группам, в результате чего более крупная сельдь может иметь меньшую плодовитость по сравнению с рыбами меньшей длины). Кроме того, они не учитывают, что плодовитость особей одного размера, но разного возраста также

может сильно различаться. В связи с наличием этих различий В.Н. Иванков (2001) предлагает сравнивать рыб одного размера и возраста. Действительно, при сравнении (по t-критерию Стьюдента) абсолютной плодовитости рыб одного возраста по размерным группам сельди озер Вилюй, Нерпичье и корфо-карагинской популяции оказалось, что плодовитость озерных сельдей достоверно выше, чем рыб морской популяции (табл. 7). К сожалению, небольшое количество имеющегося материала не позволило провести аналогичное сравнение плодовитости рыб озерных популяций. Однако можно сказать, что плодовитость сельди оз. Вилюй больше плодовитости сельди оз. Нерпичьего (рис. 2, табл. 6).

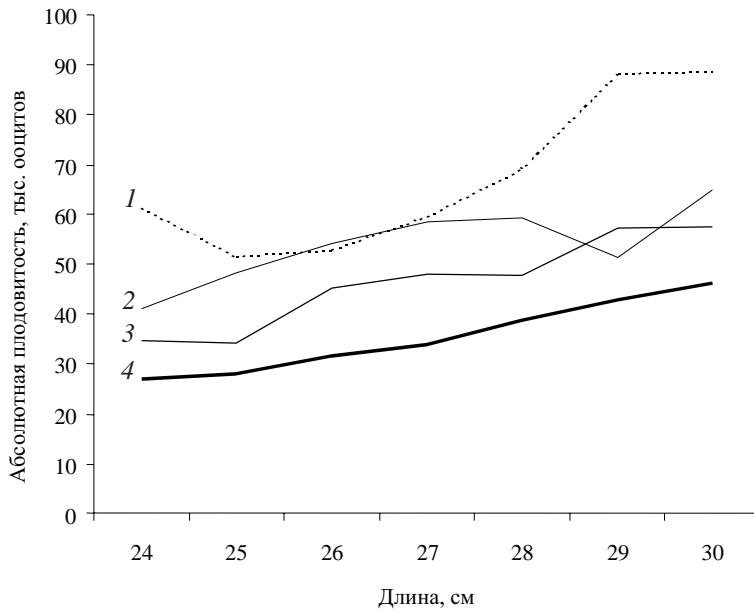


Рис. 2. Абсолютная плодовитость на IV, IV–V и V стадиях зрелости гонад сельди озер Вилюй (1, июнь 1997 г.), Нерпичье (2, июнь 1993–1994 гг.), Калыгирь (3, наши данные усреднены с данными В.Е. Упрямова, май—июнь 1981–1983 гг.) и корфо-карагинской популяции (4, май—июнь, среднемноголетние данные)

Fig. 2. Fecundity of herring at the stages IV, IV–V and V of gonad maturation in Viluy (1, June, 1997), Nerpichye (2, June, 1993–1994), Kalygir (3, author's and V.E. Upryamov's joint pool averaged data for May—June, 1981–1983) Lakes and of the Korf-Karaginsky herring population (4, averaged data of May—June of many years)

Очевидно, что по аналогии с другими видами рыб, у которых большую плодовитость рассматривают как приспособление к менее “стабильным” условиям окружающей среды и более высокой смертности (Кошелев, 1971; Поляков, 1971; Криксунов, Шатуновский, 1979; Шатуновский, 1999; Алимов, Богуцкая, 2003), так же можно понимать и более высокую плодовитость озерных сельдей по сравнению с морской (корфо-карагинской). Одним из признаков, подтверждающих это, можно считать величину варьирования плодовитости, или среднее квадратическое отклонение, считающуюся хорошим индикатором стабильности условий среды (Поляков, 1961). Если сравнить этот показатель в нерестовый период (в мае—июне) у сельди озер Нерпичье, Вилюй, Калыгирь и корфо-карагинской популяции, то можно сказать, что условия воспроизводства сельди в лагунах менее благоприятны (табл. 6), причем в худших условиях обитают особи популяции оз. Вилюй. Учитывая, что из-за различий в росте рыб озерных популяций их возрастной состав в размерных группах может значительно различаться, сравним вариацию плодовитости рыб одной длины и одного возраста. В этом случае, несмотря на значительно меньшее количество наблюдений, вариабельность плодовитости рыб озерных популяций превышает таковую морских (см. табл. 7).

Средние значения абсолютной плодовитости на IV, IV–V и V стадиях зрелости гонад в мае—июне и показатели ее варьирования по размерным группам сельди популяций озер Виллой, Нерпичье, Калыгирь и корфо-карагинской

Таблица 6

Average fecundity (number of eggs) at the stages IV, IV–V and V of gonad maturity in May–June and its variation ranges by size groups of herring in the populations of Viluy, Nerpichye and Kalygyr Lakes and Korf-Karaginsky herring populations

Название популяции	Показатель	Длина, см									
		24	25	26	27	28	29	30	31		
Оз. Виллой	m	61,1	51,6	52,9	59,4	68,9	88,2	88,7	96,1		
	s ^x	17,3	10,9	11,4	12,7	17,1	18,5	17,6	29,0		
	lim	42,9–77,4	40,5–72,4	34,5–74,3	41,0–88,3	45,3–112,5	51,5–126,8	40,9–111,8	57,9–168,0		
	n	3	14	14	14	16	17	20	10		
Оз. Нерпичьего	m	35,4	37,9	45,9	52,7	51,3	79,9	62,7	–		
	s ^x	10,9	4,8	10,4	11,1	14,7	13,2	14,8	–		
	lim	26,9–47,8	27,0–45,1	25,1–63,9	39,7–68,7	31,0–84,3	36,4–91,9	39,4–83,7	–		
	n	3	10	21	13	10	6	11	–		
Оз. Калыгирь	m	46,3	58,9	60,9	65,9	68,7	67,5	–	–		
	s ^x	8,9	7,7	12,9	11,1	9,4	13,1	–	–		
	lim	28,9–67,5	48,7–67,1	37,1–83,9	49,2–82,8	55,8–83,9	47,5–87,2	–	–		
	n	15	9	13	9	10	8	–	–		
Корфо-карагинская	m	25,8	27,7	28,5	31,3	35,0	40,0	43,5	45,8		
	s ^x	3,8	5,1	6,8	7,0	7,5	8,9	9,4	11,2		
	lim	22,1–30,9	20,4–36,0	11,4–51,3	7,8–50,6	15,4–57,7	13,9–68,2	14,9–75,5	17,2–108,1		
	n	4	12	59	182	314	397	507	422		

Примечание. m — средняя длина, см; s^x — среднее квадратическое отклонение; lim — пределы варьирования; n — количество наблюдений.

Так, у сельди оз. Нерпичьего по сравнению с рыбами корфо-карагинской популяции, за исключением рыб длиной 25 см в возрасте 4 лет, среднее квадратическое отклонение по размерным и возрастным группам в среднем более чем на 5,5 тыс. ооцитов больше. У сельди оз. Виллой по сравнению с рыбами морской популяции вариации плодовитости по размерным и возрастным группам больше в среднем на 6,9 тыс. яиц.

Количественным выражением различий качественного состояния гонад при переходе из одной стадии зрелости в другую является потеря ими в результате резорбции части ооцитов. На III стадии зрелости гонад икринки в яичниках четко разделяются по размерам на крупные (зрелые) и мелкие (ранних фаз развития). По мере созревания гонад в первую очередь деградируют мелкие, отстающие в росте яйцеклетки. Особенно интенсивно этот процесс протекает до достижения гонадами IV стадии, так что в яичниках IV и V стадий ооциты ранних фаз развития занимают минимальный объем (Наумов, 1956; Нау, 1985; Иванков, 2001). Учитывая сказанное, а также то, что на V стадии зрелости гонад часть икры может быть легко утеряна при поимке рыбы, для определения плодовитости сельди, обитающей в исследуемых озерах, следует использовать яичники на IV стадии зрелости, собранные не ранее чем в мае. Действительно, для таких морских популяций сельди, как мурманская и корфо-карагинская, нет существенной разницы между количеством ооцитов в ястыках IV и V стадий зрелости, поскольку резорбция ооцитов в это время не происходит совсем или очень незначительна (Наумов, 1956; Качина, 1981). Однако у сельдей, населяющих лагуны, дело обстоит иначе. Абсолютная плодовитость сельди оз. Нерпичьего и в этой фазе претерпевает большие изменения — в яичниках в среднем резорбируется до 17,7 % икринок (Трофимов, 1996).

Изменения плодовитости сельди оз. Виллой с марта—апреля (IV стадия) по июнь (IV, IV–V стадии) также велики (табл. 8, 9). В целом при созревании ястыков в период с марта—апреля (когда гонады достигают IV стадии зрелос-

Таблица 7
Абсолютная плодовитость (ИАП) на IV, IV–V, V стадиях зрелости гонад (в мае—июне) сельди озера Нерпичье (Н), Виллой (В) и корфо-карагинской популяции (К) по размерным и возрастным группам и показатели ее сравнения

Table 7
Fecundity (number of eggs) at the stages IV, IV–V, V of gonad maturity (May–June) of herring in Nerpichye (H), Viluy Lakes (B) and of Korf-Karaginsky population (K) by size and age groups and the fecundity comparative indexes

Показатель	Популяция																	
	Н	К	Н	К	Н	К	Н	К	Н	К	Н	К						
Длина, см	25	26	26	27	28	30	30	29	30	30	30	30						
Возраст, годы	4	4	5	5	5	8	8	9	9	9	9	11						
ИАП, ооциты	37007	28478	42207	32031	47191	23769	52035	31987	52744	35974	58702	42944	89607	32781	71169	37632	90860	53019
s_x	4913	6117	11867	3408	10082	5895	10256	8103	16008	7691	14235	9538	11952	7590	21425	8407	9649	6111
n	7	25	5	41	16	30	13	114	6	158	8	107	3	22	4	92	4	7
t_ϕ	3,38	4,44	4,44	8,22	8,22	4,99	4,34	11,40	7,20	8,07	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001
$P <$	0,01	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001	0,001

Примечание. s_x — среднее квадратическое отклонение; n — количество проб; t_ϕ — t фактическое; P — уровень значимости.

ти) по июнь у сельди оз. Вилюй в возрасте 5–11 лет рассасывается 9–29 % икринок, при среднем значении 15 %. Наибольшее количество икры резорбируется у самок в возрасте 7–8 лет. Интересно отметить, что, судя по показателям вариации длины по возрастным группам, именно эти возрастные группы в данной популяции наиболее сильно подвержены воздействию неблагоприятных факторов (Трофимов, 2006). Резорбция по размерным группам еще больше. В размерных группах 24–30 см резорбируется 7–29 % яйцеклеток, в среднем около 20 % (табл. 9). Наибольшее количество икры теряют самки длиной 25–28 см.

Таблица 8

Количество ооцитов в яичниках сельди оз. Вилюй по возрастным группам на IV (март—апрель 1997 г.) и IV, IV–V (июнь 1997 г.) стадиях зрелости гонад и их резорбция

Table 8

The number of oocytes in the ovaries of Viluy Lake herring by age groups at the stage IV (March—April, 1997) and stages IV, IV–V (June, 1997) of gonad maturity and the oocyte resorption

Возраст, годы	Время наблюдений	Min, шт.	Max, шт.	Среднее значение, шт.	Кол-во проб	Резорбция, %
5	IV	38114	63893	53983	5	9
	IV, IV–V	40539	62912	48918	3	
6	IV	39731	93563	63832	16	11
	IV, IV–V	49352	60375	56610	3	
7	IV	52119	108499	68495	21	22
	IV, IV–V	34503	77445	53683	27	
8	IV	57390	99192	77490	3	29
	IV, IV–V	52515	61568	55330	4	
9	IV	29318	100532	79708	11	12
	IV, IV–V	40972	101652	69765	19	
10	IV	74965	98169	83287	4	12
	IV, IV–V	48485	102503	73481	11	
11	IV	76424	107480	96990	5	14
	IV, IV–V	53398	112521	83416	12	

Таблица 9

Количество ооцитов в яичниках сельди оз. Вилюй по размерным группам на IV (март—апрель 1997 г.) и IV, IV–V (июнь 1997 г.) стадиях зрелости гонад и их резорбция

Table 9

The number of oocytes in the ovaries of Viluy Lake herring by size groups at the stage IV (March—April, 1997) and stages IV, IV–V (June, 1997) of gonad maturity and the oocyte resorption

Длина, см	Время наблюдений	Min, шт.	Max, шт.	Среднее значение, шт.	Кол-во проб	Резорбция, %
24	IV	49403	89570	65878	12	7
	IV, IV–V	42921	77445	61106	3	
25	IV	52119	93563	66690	9	23
	IV, IV–V	40539	72361	51577	14	
26	IV	59951	88810	70657	10	25
	IV, IV–V	34503	74320	52990	14	
27	IV	29318	107480	77264	12	23
	IV, IV–V	41006	88293	59377	14	
28	IV	57390	133017	96629	11	29
	IV, IV–V	45264	112521	68885	16	
29	IV	75927	121705	99355	10	11
	IV, IV–V	51460	126764	88252	17	
30	IV	92555	132866	112925	3	21
	IV, IV–V	40972	111820	88721	20	

Таким образом, становится очевидным, что сбор ястыков для определения плодовитости озерной сельди необходимо проводить непосредственно перед нерестом или во время его, поскольку даже на IV стадии зрелости при подготовке к нересту гонады теряют большое количество ооцитов. Очевидно также, что большая резорбция ооцитов у сельди, зимующей в лагунах, по сравнению с корфо-карагинской сельдью является ее биологической особенностью и объясняется почти полным отсутствием питания в период долгой зимовки, когда происходит основной рост и развитие ооцитов.

Индивидуальная относительная плодовитость и гонадосоматический индекс

Главным преимуществом относительной плодовитости является ее универсальность для сельдей, обитающих в разных географических регионах и различающихся своими размерными характеристиками, поскольку относительная плодовитость по размерным группам различается меньше, чем абсолютная (Мейснер, 1933, цит. по: Шатуновский, 1987; Нау, 1985). В.Д. Спановская (1976) также считает, что эта величина является наиболее достоверным и универсальным показателем энергетических затрат организма (вида или популяции) на формирование половых продуктов. В.Н. Иванков (2001), в противоположность двум первым мнениям, считает этот показатель не очень удобным для сравнения репродуктивных возможностей разных популяций, поскольку он изменяется по мере роста рыб. Он предлагает проводить его сравнения по размерным группам. Нами были рассчитаны коэффициенты корреляции относительной плодовитости и размеров сельди озера Нерпичье, Калыгирь и Виллой в мае—июне, в преднерестовый и нерестовый периоды, и выяснено, что связи между этими показателями отсутствуют. Коэффициенты корреляции составили соответственно $-0,16$, $-0,06$ и $-0,03$. М.И. Шатуновский (1987) свидетельствует, что снижение или отсутствие коэффициентов корреляции между относительной плодовитостью и длиной происходит у многих видов рыб в результате уменьшения массы их тела в преднерестовый и нерестовый периоды. Как бы там ни было, очевидно, что это дает нам возможность сравнивать средние показатели относительной плодовитости сельди различных популяций в преднерестовый и нерестовый периоды.

Относительная плодовитость сельди оз. Виллой в июне 1997 г. изменялась в пределах 186–574 икринок на грамм массы тела (икр./г), средняя — 352 икр./г. Это составляет примерно $1,8 \cdot 10^8$ отложенных яиц на тонну производителей при их равном соотношении. Сельдь оз. Нерпичье в июне 1994 г. имела относительную плодовитость в пределах 163–482 икр./г, в среднем 302 икр./г, т.е. тонна производителей данной популяции способна отложить около $1,5 \cdot 10^8$ яиц. Относительная плодовитость сельди оз. Калыгирь в мае 2003 г. варьировала в пределах 159–639 икр./г, при средней 341 икр./г, т.е. тонна производителей сельди из этого водоема может отложить около $1,7 \cdot 10^8$ яиц. Средняя относительная плодовитость корфо-карагинской сельди в мае—июне двух последних десятилетий не превышает 210 икр./г (неопубликованные данные, любезно предоставленные Н.И. Науменко). Для сельди Британской Колумбии этот показатель в преднерестовый период еще меньше и оценивается в 200 икр./г (Нау, 1985).

Как видно из этих данных, индивидуальная воспроизводительная способность озерных сельдей значительно выше, чем сравниваемых морских популяций, а самыми большими ее значениями отличается сельдь оз. Виллой. Повышенная воспроизводительная способность свидетельствует о больших энергетических тратах на генеративный рост, более быстром старении и, следовательно, более высокой смертности.

Если относительная плодовитость отражает количественное отношение плодовитости и массы особей, то гонадосоматический индекс показывает, какую долю массы самки составляют ее гонады. В основном данный показатель исполь-

зуются для исследований особенностей созревания рыб (Правдин, 1966), но в преднерестовый и нерестовый сезоны, когда количество ооцитов в яичниках наиболее близко к дефинитивному, он может быть пригоден для применения в сравнительном плане, чтобы показать, какую долю массы тела у самок той или иной популяции занимают зрелые гонады (Шатуновский, 1987). Изменения данного индекса сельди озера Нерпичье, Калыгирь и Виллюй в мае—июне, в преднерестовый и нерестовый периоды, не связаны с длиной, массой или возрастом самок. Коэффициенты корреляции между этими показателями не превышают 0,1, что, очевидно, позволяет нам сравнивать их средние величины. У сельди оз. Виллюй гонадосоматический индекс в июне 1997 г. изменялся в пределах 13,2–40,5 %, при среднем 28,5 %. У сельди оз. Нерпичье его изменения в июне 1993–1994 гг. составляли 10,6–27,8 %, в среднем 20,3 %. У сельди оз. Калыгирь индекс варьировал в пределах 5,8–32,3 %, при среднем 18,4 %. Таким образом, сельдь оз. Виллюй обладает наибольшей вариацией этого показателя и наибольшей относительной массой гонад по сравнению с рыбами из других исследуемых водоемов. Отношение массы яичников рыб из этого водоема к массе тела почти на 10 % больше, чем у самок сельди озера Нерпичье и Калыгирь.

Размеры ооцитов

Ранее нами были опубликованы данные об изменении размерного состава ооцитов в течение годового цикла сельди оз. Нерпичье (Трофимов, 1996). В августе ее яичники находятся на стадии зрелости II–III и содержат мелкие ооциты диаметром 0,390–0,697 мм. В октябре на III стадии зрелости размеры изменяются в пределах 0,657–1,037 мм, на IV стадии в январе — 0,790–1,217 мм, а в мае во время нереста сельди — 1,165–1,615 мм. Динамика изменения диаметра ооцитов сельди этой популяции не отличается от таковой у популяций морской формы. Наиболее быстро ооциты растут с августа по октябрь при переходе в фазу первоначального накопления желтка. В дальнейшем рост их замедляется, а примерно с конца января вновь ускоряется к фазе зрелых ооцитов, т.е. к V стадии зрелости гонад. Изменение величины икринок во время созревания сельди оз. Нерпичье обратно пропорционально изменению упитанности. Наиболее быстро коэффициент упитанности снижается в августе—октябре, затем, аналогично изменению диаметра икринок, этот процесс замедляется до IV стадии зрелости и вновь ускоряется до V стадии.

Диаметр яйцеклеток сельди оз. Нерпичье положительно коррелирует с возрастом, длиной и массой тела (Трофимов, 1996). Наиболее заметно увеличение размеров ооцитов до семилетнего возраста, что связано с ростом содержания жира, или калорийности ооцитов, у рыб до определенного возраста (Шульман и др., 1970; Шатуновский, 1980). Самые крупные ооциты бывают у самок сельди оз. Нерпичье в возрасте 7–14 лет. Связи между этими показателями у сельди озера Виллюй и Калыгирь отсутствуют, что, вероятно, так же как и в случае с относительной плодовитостью и гонадосоматическим индексом, объясняется большими энергетическими тратами на генеративный обмен, большими потерями массы тела в результате созревания и соответственно большей вариативностью размеров зрелых ооцитов у рыб данной популяции.

В марте—апреле 1997 г. пробы сельди оз. Виллюй были представлены самками длиной 16,0–30,0 см с яичниками на III, III–IV и IV стадиях зрелости. Этих рыб (независимо от их длины) по размерам их ооцитов можно было разделить на две группы: с мелкими и крупными ооцитами. Размеры мелких ооцитов изменялись в пределах — 0,38–0,68 мм, крупных — 0,68–1,28 мм (рис. 3). При этом если на III и III–IV стадиях преобладали рыбы с мелкими яйцеклетками, то на IV стадии явно доминировала вторая группа. Средний диаметр ооцитов изменялся от 0,67 мм на III стадии зрелости гонад до 0,72 мм на III–IV и до 0,85 мм на IV стадии. По В.Н. Иванкову (2001), часть мелких ооцитов к IV стадии зрелости

гонад догоняет в росте быстрорастущих, другая часть резорбируется. Действительно, в июне того же года у самок сельди оз. Виллюй длиной 23,5–31,0 см кривая размерного состава икринок в ястыках имела один пик. Диаметр изменялся в пределах 0,98–1,78 мм, при среднем значении 1,39 мм.

Примерно такое же изменение размерного состава ооцитов наблюдалось в яичниках самок сельди оз. Калыгирь с февраля по май 2003 г. В феврале пробы состояли из самок длиной 21,5–28,0 см с гонадами на III стадии зрелости. Доля рыб с мелкими ооцитами была выражена не так хорошо, как у сельди оз. Виллюй,

поэтому на кривой размерного состава ооцитов наблюдался один пик (рис. 4). Диаметр яйцеклеток изменялся в пределах 0,78–1,18 мм, при среднем значении 1,01 мм. В мае гонады на IV стадии зрелости брали у самок длиной 20,5–29,0 см. Доля мелких ооцитов стала еще меньше. Размеры яйцеклеток варьировали от 0,78 до 1,68 мм, а их среднее значение достигло 1,15 мм. В целом же в это время в яичниках доминировали ооциты диаметром 0,98–1,38 мм.

Диаметр ооцитов одноразмерных сельдей, обитающих у побережья Северной Америки, не меняется в широтном направлении, а изменение их плодовитости происходит за счет увеличения средних размеров рыб с севера на юг (Нау, 1985). Ранее было показано, что из исследуемых популяций сельди, населяющих лагуны, наименьшей длиной отличается сельдь оз. Виллюй, а наи-

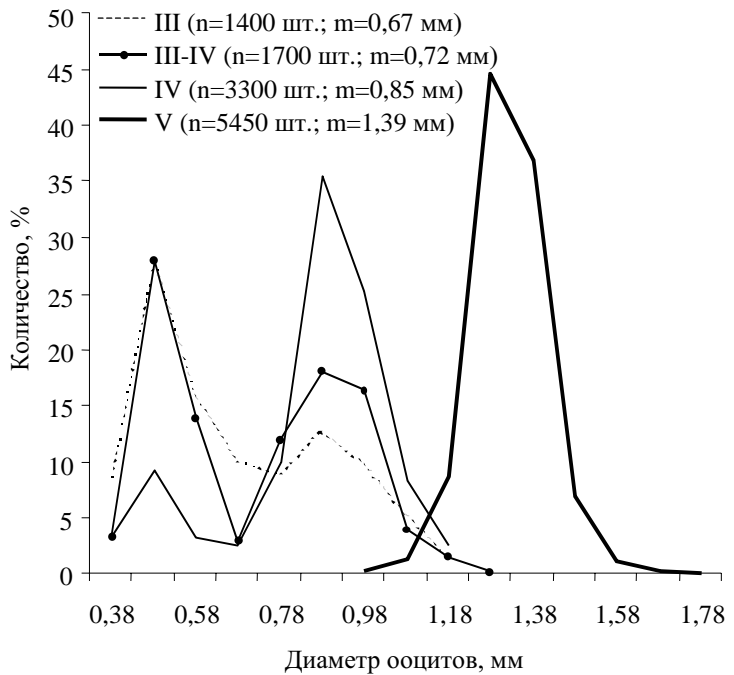


Рис. 3. Размерный состав ооцитов сельди оз. Виллюй в марте—апреле (III, III–IV, IV стадии зрелости гонад) и июне (V стадия зрелости гонад) 1997 г.

Fig. 3. The oocyte size composition of Viluy Lake herring in March—April (the stages III, III–IV, IV of gonad maturation) and June (the stage V) in 1997

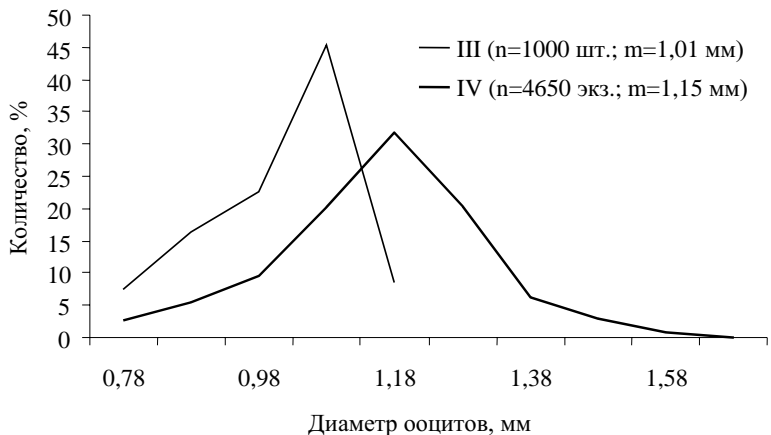


Рис. 4. Размерный состав ооцитов сельди оз. Калыгирь на III (февраль 2003 г.) и на IV (май 2003 г.) стадиях зрелости гонад

Fig. 4. The oocyte size composition of Kalygyr Lake herring in February (the stage III of gonad maturation) and May (the stage IV) in 2003

большей — сельдь оз. Нерпичьего (Трофимов, 2006). При этом сельдь первой популяции обладает наибольшими репродуктивными показателями, что должно сопровождаться изменением размеров ооцитов. Для подтверждения этого предположения мы провели сравнение диаметров ооцитов сельди озер Нерпичье, Вилюй и морской корфо-карагинской популяции. При проведении сравнения из-за наличия дифференциации размеров рыб в пределах возрастной группы и зависимости диаметра ооцитов от длины сельди (у корфо-карагинской популяции и сельди оз. Нерпичьего) для сравнения брались по 50 ооцитов от самой крупной и самой мелкой в возрастной группе рыбы. Яйцеклетки сельди озер Нерпичье и Вилюй на V стадии зрелости гонад мельче ооцитов морской корфо-карагинской сельди, при этом самыми мелкими оказались икринки сельди оз. Вилюй (табл. 10). Уровень значимости различий во всех сравниваемых возрастных группах не превышает 0,1 %. Таким образом, увеличение плодовитости сельди озер Нерпичье и Вилюй по сравнению с корфо-карагинской и сельди оз. Вилюй по сравнению с сельдью оз. Нерпичьего происходит за счет уменьшения размеров ооцитов. М.И. Шатуновский (1980) считает, что уменьшение размеров ооцитов при уменьшении размеров тела, повышении плодовитости и скорости созревания является одним из признаков “краевых” популяций вида и приспособлением к высокой смертности особей на поздних этапах онтогенеза. Совершенно очевидно, что из исследуемых популяций сельди к этой категории можно отнести сельдь оз. Вилюй, которая отличается наименьшими размерами тела и ранним созреванием (Трофимов, 2006), наибольшей плодовитостью и наименьшими размерами ооцитов. Можно предположить, что доля ее генеративного обмена является максимальной для вида, по крайней мере среди камчатских популяций сельди.

Результаты нашей работы позволяют сделать следующее заключение.

В августе—сентябре, когда сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Вилюй заходят в лагуны на зимовку, гонады их производителей находятся на II—III и III стадиях зрелости. Этот период у сельдей Камчатки, зимующих в лагунах, совпадает со временем окончания нагула, и количество питательных веществ в их теле достигает наибольших величин. Дальнейшее созревание гонад происходит за счет эндогенных питательных веществ, поскольку в лагунах сельдь почти не питается. Уже через месяц пребывания в этих водоемах доминируют рыбы с ястыками и семенниками, имеющими III и III—IV стадии, а к январю—марту они в большинстве случаев достигают преднерестовой IV стадии. Нерест происходит в лагунах в мае—июне. В это время доминируют особи, имеющие гонады на стадиях IV—V, V и V—VI. Неполовозрелые рыбы покидают лагуны в апреле—мае и выходят в море на нагул. Основная масса производителей сельди покидает лагуны сразу после нереста, в мае—июне. Небольшая часть отнерестовавших рыб (VI—II) может оставаться в лагунах до конца июля. Иногда наблюдаются небольшие межгодовые различия в продолжительности или времени наступления той или иной стадии зрелости.

Репродуктивные показатели популяций сельди, обитающих в лагунах, значительно отличаются, как друг от друга, так и от показателей рыб морской корфо-карагинской сельди. Среди первых наибольшими абсолютной и относительной плодовитостью, темпом увеличения плодовитости в зависимости от увеличения длины, массы тела и возраста рыб обладают самки сельди оз. Вилюй, а наименьшими — сельди оз. Нерпичьего. Эти же показатели у корфо-карагинской сельди значительно меньше, чем у рыб из последнего водоема. Так, в период наблюдений средняя относительная плодовитость сельди оз. Нерпичьего составляла 302 икр./г, оз. Калыгирь — 341 икр./г, оз. Вилюй — 352 икр./г. В то же время средняя относительная плодовитость корфо-карагинской сельди в мае—июне двух последних десятилетий не превышает 210 икр./г. Увеличение плодовитости при меньших размерах тела у сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Вилюй по сравнению с корфо-карагинской сельдью происходит за счет уменьшения размеров их ооцитов.

Таблица 10
Средние значения диаметра ооцитов популяций сельди озер Виллой, Нерпичье и корфо-карагинской по возрастным группам и показатель их сравнения у популяций сельди озер Нерпичье и Виллой, оз. Нерпичье и корфо-карагинской по t-критерию Стьюдента
Table 10
Average size of oocyte in the herring populations of Nerpichye, Kalyugr, Viluy Lakes and Korf-Karaginsky herring population by age groups and Student's T-test index of the comparison (Nerpichye/Viluy, Nerpichye/Korf-Karaginsky population)

Название популяции	Показатель	Возраст, лет												
		5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15		
Оз. Виллой	m	1,221	1,174	1,203	1,157	1,231	1,219	1,188	1,189	1,187	1,171	1,246		
	s _x	0,069	0,051	0,082	0,168	0,070	0,081	0,050	0,078	0,068	0,076	0,050		
	n	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100		
Оз. Калыгирь	m	1,243	1,300	1,287	1,215	-	-	-	-	-	-	-		
	s _x	0,046	0,068	0,107	0,052	-	-	-	-	-	-	-		
	n	100	200	350	50	-	-	-	-	-	-	-		
Оз. Нерпичье	m	1,380	1,386	1,337	1,377	1,477	-	1,546	-	1,397	-	-		
	s _x	0,068	0,146	0,064	0,080	0,158	-	0,046	-	0,048	-	-		
	n	100	100	50	100	100	-	50	-	50	-	-		
	t _{ф1}	15,8	14,1	9,5	13,7	14,5	-	44,6	-	20,9	-	-		
Корфо-карагинская	m	1,298	1,428	1,493	1,383	1,496	1,422	1,386	1,480	1,464	1,527	1,646		
	s _x	0,048	0,053	0,075	0,075	0,095	0,158	0,040	0,055	0,073	0,089	0,049		
	n	100	100	100	100	100	100	50	100	100	100	50		
	t _{ф2}	9,6	36,2	24,8	20,1	22,3	11,3	24,7	29,1	30,8	29,7	44,4		

Примечание. m — средний диаметр, мм; s_x — среднее квадратическое отклонение; n — количество проб; t_{ф1} и t_{ф2} — t фактическое в сравнении выборочных средних диаметров ооцитов сельди озер Нерпичье и Виллой и оз. Нерпичье и корфо-карагинской популяции (различия достоверны на уровне значимости 0,1 %).

Литература

- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г.** Закономерности связи плодовитости с массой тела и скоростью роста у рыб // Журн. общ. биол. — 2003. — Т. 64, № 2. — С. 112–127.
- Анохина Л.Е.** О связи плодовитости, изменчивости размеров икринок и жирности беломорской сельди // Докл. АН СССР. — 1960. — Т. 133, № 4. — С. 960–963.
- Анохина Л.Е.** Закономерности изменения плодовитости рыб на примере весенне-и осенненерестующей салаки. — М.: Наука, 1969. — 291 с.
- Иванков В.Н.** Репродуктивная биология рыб. — Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2001. — 224 с.
- Качина Т.Ф.** Сельдь западной части Берингова моря. — М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1981. — 122 с.
- Кошелев Б.В.** Некоторые закономерности роста и времени наступления первого икротетания у рыб // Закономерности роста и созревания рыб. — М.: Наука, 1971. — С. 186–218.
- Крикунцов Е.А., Шатуновский М.И.** Некоторые вопросы изменчивости структуры популяции корюшки // Вопр. ихтиол. — 1979. — Т. 19, № 5. — С. 55–62.
- Лакин Г.Ф.** Биометрия. — М.: Высш. шк., 1980. — 294 с.
- Макеева А.П., Никольский Г.В.** Половая структура нерестовой популяции рыб, ее приспособительное значение и способы регуляции // Теоретические основы рыболовства. — М.: Наука, 1965. — С. 53–72.
- Науменко Н.И.** Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. — Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2001. — 334 с.
- Наумов В.М.** Овогенез и экология полового цикла мурманской сельди (*Clupea harengus harengus* L.) // Тр. ПИНРО. — 1956. — Вып. 9. — С. 176–225.
- Поляков Г.Д.** Приспособительное значение изменчивости и свойств популяций рыб // Тр. совещ. ихтиол. комиссии АН СССР. — 1961. — Вып. 13. — С. 158–172.
- Поляков Г.Д.** Количественная оценка и приспособительное значение изменчивости плодовитости и скорости воспроизводства популяций рыб // Закономерности роста и созревания рыб. — М.: Наука, 1971. — С. 5–20.
- Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб. — М.: Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.
- Спановская В.Д.** Относительная плодовитость рыб (определение, использование как показателя разнокачественности самок) // Типовые методики исследования продуктивности видов рыб в пределах их ареалов. — Вильнюс, 1976. — Ч. 2. — С. 63–69.
- Трофимов И.К.** Плодовитость сельди озера Нерпичье // Тез. докл. конф. мол. ученых “Биоресурсы морских и пресноводных экосистем”. — Владивосток: ТИНРО-центр, 1995. — С. 82–83.
- Трофимов И.К.** Особенности репродуктивной биологии тихоокеанской сельди *Clupea pallasii pallasii* озера Нерпичье (Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 1996. — Т. 36, № 4. — С. 496–501.
- Трофимов И.К.** О питании тихоокеанской сельди *Clupea pallasii pallasii* озера Нерпичье (Камчатка) // Вопр. ихтиол. — 1999. — Т. 39, № 3. — С. 375–383.
- Трофимов И.К.** Продолжительность нагула и особенности жиронакопления озерных и морских популяций сельди *Clupea pallasii* Камчатки // Тез. докл. 4-й науч. конф. “Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей”. — Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2003. — С. 219–221.
- Трофимов И.К.** Размерно-возрастная структура, линейный рост и половое созревание сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Вилюй (восточная Камчатка) // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 144. — С. 28–48.
- Шатуновский М.И.** Годовые балансы вещества и энергии у отдельных возрастных групп трески, пикши, салаки и камбалы // Тр. ВНИРО. — 1978. — Т. 120. — С. 13–19.
- Шатуновский М.И.** Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. — М.: Наука, 1980. — 284 с.
- Шатуновский М.И.** О некоторых относительных показателях индивидуальной воспроизводительной способности рыб // Вопр. ихтиол. — 1987. — Т. 27, вып. 6. — С. 1022–1025.
- Шатуновский М.И.** Трофо-энергетические механизмы внутривозрастной изменчивости рыб // Изв. РАН. Сер. биол. — 1999. — № 4. — С. 501–504.
- Шульман Г.Е., Ревина Н.И., Сафьянова Т.Е.** Связь физиологического состояния с особенностями овогенеза пелагических рыб // Тр. ВНИРО. — 1970. — Т. 69. — С. 96–108.
- Нан Д.Е.** Reproductive biology of pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1985. — № 42, suppl. 1. — P. 111–126.