

УДК 597.553.1(282.257.1)

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

РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА, ЛИНЕЙНЫЙ РОСТ И ПОЛОВОЕ СОЗРЕВАНИЕ СЕЛЬДИ ОЗЕР НЕРПИЧЬЕ, КАЛЫГИРЬ И ВИЛЮЙ (ВОСТОЧНАЯ КАМЧАТКА)

На основе материалов, собранных в августе—октябре 1988–1997 гг. по сельди оз. Нерпичье, 1991–1995 гг. — оз. Калыгирь и 1995–1999 гг. — оз. Вилюй, рассмотрены возрастная и размерная структуры популяций. Озерным сельдям присущи большие колебания численности поколений. Доля рыб урожайных генераций у сельди озера Нерпичье, Калыгирь и Вилюй на четвертом—шестом годах жизни может составлять более 40 % от численности всех возрастных групп в улове. Наименьшую длину и массу имеет сельдь оз. Вилюй, наибольшую — сельдь оз. Нерпичье. Более половины самок сельди озера Нерпичье и Калыгирь становятся зрелыми на четвертом году жизни, самцов — на третьем году. Массовое созревание обоих полов сельди озера Вилюй происходит на втором году жизни.

Trofimov I.K. Size-age structure, linear growth and sexual maturation of herring from the lakes Nerpichye, Kalygyr and Viluy, East Kamchatka // *Izv. TINRO.* — 2006. — Vol. 144. — P. 28–48.

On the base of materials on herring from Nerpichye Lake collected in August—October of 1988–1997, from Kalygyr Lake collected in 1991–1995, and from Viluy Lake collected in 1995–1999, the size and weight structure of the populations is analyzed. The maximum age of the herring from Nerpichye Lake is 15+, the herring from Kalygyr Lake — 17 years, and the herring from Viluy Lake — 18 years. As usual, the lacustrine herring populations demonstrate extensive fluctuations of their generations. At the fourth-sixth years of life, a portion of abundant generations can exceed 30–40 % of the all age groups abundance in catches.

Authentic size-weight differences are revealed between the populations (with exclusion one-year-old individuals). The herring from Viluy Lake have the smallest length and weight, and the herring from Nerpichye Lake — the largest ones. The Nerpichye Lake herring get mature at first time at the third year of its life under the length 19 cm, the Kalygyr Lake herring and Viluy Lake herring get mature at the second year under the length 18 and 13 cm, respectively. Males mature earlier than females. More than a half of females from Nerpichye and Kalygyr Lakes get mature at the fourth year of their life, and more than a half of the males — at the third year. In Viluy Lake, mass maturation of both sexes occurs at the second year of life. The gonad maturation influences on the growth rate of lacustrine herring that determines the size differences between populations. The reason is its feeding period shortening because of spawning. However, the growth rate doesn't change significantly in the first year of mass maturation, but the decreasing is more expressed in the next year, when a larger portion of fish gets mature.

Размерно-возрастная структура, линейный рост и созревание — важнейшие популяционные показатели, лежащие в основе большинства методов расчета численности и биомассы рыб, прогнозирования их возможных уловов. По этим

признакам выделяются экологические формы тихоокеанской сельди: морская, прибрежная и озерная (Науменко, 2001). Озерную, к которой относятся популяции, зимующие и размножающиеся в озерах (лагунах) Нерпичье, Калыгирь и Вилюй (восточная Камчатка), отличает замедленный темп роста, наименьшие показатели размера и массы, небольшая продолжительность жизни и раннее созревание.

Изучение сельди, названных популяций, началось еще в 1920-е гг., однако репрезентативный материал для их сравнения получен лишь в 1980–1990-е гг., что связано с их относительно небольшим промысловым значением и отдаленностью большей части озер от населенных пунктов. Однако в опубликованных работах (Науменко, 1993, 2001; Трофимов, 1993; Трофимов, Науменко, 2000; и др.) нет детального сравнения некоторых важных, с точки зрения автора настоящей статьи, аспектов биологии рыб исследуемых популяций (динамика размерных и возрастных показателей, возможность их использования в качестве критерия экологической формы и некоторые другие). Актуальность настоящей работе придает также то, что в последние годы возрождается прибрежный лов, а сельдь озер Нерпичье, Калыгирь и Вилюй играет важную роль в промысле местных рыболовецких предприятий.

Материалы по сельди оз. Нерпичье собирали из уловов кошельковым неводом в Камчатском заливе в августе—октябре 1988–1997 гг. Сведения о сельди оз. Калыгирь получены в августе—октябре 1991–1995 гг. из уловов закидным неводом в бухте Калыгирь. Выборки сельди оз. Вилюй сделаны из уловов в озере закидным неводом и ставными сетями в августе—сентябре 1995 г., октябре 1996–1999 гг. Размер ячеи кошелькового и закидного неводов — 20 мм, ставных сетей — 18–34 мм. Расположение мест обитания данных популяций показано на рис. 1. Сведения о количестве собранного материала приведены в табл. 1.

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



Длину рыб измеряли по Смитту. Возраст определяли по чешуе с помощью бинокулярного микроскопа МБС-10. Расстояние от центра чешуи до годового кольца измеряли при помощи окуляр-микрометра, при этом использовали чешую со спины и боков как наиболее пригодную для определения возраста рыб и вычисления темпа роста (Науменко, 1993, 2001). При расчетах темпа роста исходили из предположения о наличии прямой пропорциональной зависимости между длиной рыбы и радиусом чешуи (Lea, 1910, по: Правдин, 1966). Параметры уравнения Берталанфи рассчитаны на компьютере с использованием программы Mmethods (“Программное обеспечение ...”, 1989). Относительный прирост длины рыб находили с поправкой Бруды (Ожигин и др., 1996). Все сравнения проводи-

ли с использованием t-критерия Стьюдента (Лакин, 1980). Расчеты выполняли на компьютере с использованием программы Microsoft Excel 2000.

Таблица 1

Количество полных биологических анализов, массовых промеров, определений возраста и темпа роста озерных сельдей Камчатки в 1988–1999 гг., экз.

Table 1

Complete biological analysis, sample size of mass measurements, age reading and growth rate assessments of Kamchatka lacustrine herring in 1988–1999, sp.

Популяция сельди	Полный биологический анализ	Массовый промер	Возраст	Темп роста
Оз. Нерпичье	7597	24650	7597	2498
Оз. Калыгирь	2170	3725	2170	–
Оз. Вилюй	1932	3925	1932	1217

Размерно-возрастная структура уловов

Озерные сельди северо-западной части Тихого океана относятся к рыбам со средней продолжительностью жизни (Науменко, 1998). Максимальный возраст рыб, отмеченный в пробах сельди оз. Нерпичье, составляет 15+ лет. Рыбы с таким возрастом встретились пять раз за весь период наблюдений, их длина изменялась в пределах 32,0–35,0 см, лишь одна из них оказалась самцом. Максимальный возраст сельди оз. Калыгирь — 17 лет. Такого возраста рыбы встречались дважды и представлены самцом и самкой длиной соответственно 31,5 и 32,0 см. В оз. Вилюй самая старая сельдь (самка), пойманная в феврале 1996 г., достигала 18 лет при длине 28,0 см. Особи в возрасте 17 лет встречались почти во всех пробах. Представлены они были преимущественно самками длиной 28,0–31,0 см. Н.И.Науменко (1998, 2001) для характеристики возрастного состава уловов предложил понятие максимального промыслово значимого возраста, или возрастной группы, доля которой составляет в них более 1 %. Эта величина у сельди оз. Нерпичье — 12+ лет, у рыб двух других исследуемых популяций — 13+ лет. Величины максимальных возрастов озерных сельдей вполне соответствуют таковым у популяций морской сельди (Науменко, 1998, 2001).

Уменьшение продолжительности жизни с севера на юг, наблюдаемое у сельди морских популяций (McHugh, 1954; Науменко, 2001) и связываемое с существованием у них географических рас (McHugh, 1954), также присуще рыбам озерной формы. Так, максимальный возраст сельди сахалинских озер Тунайча (Тоннай) и Невское, по данным Э.Р.Ившиной и Л.С.Ширманкиной (2001), составляет 9 лет. Наибольший возраст озерных сельдей о. Хоккайдо, приводимый в работе Ханомуры (1957), равен 7 годам. Сельдь озер Обучи и Хинума достигает максимального возраста 8 лет, оз. Аккеси — 6 лет (Lizuka, Morita, 1991). По сообщению сотрудника Хоккайдской биологической станции (г. Кусиро) Такаши, сельдь оз. Сарома доживает до 5 лет. Такая же продолжительность жизни свойственна сельди оз. Ноторо (Kanno, 1987). На наш взгляд, сведения о продолжительности жизни сельди, обитающей в лагунах Японии, требуют уточнения, поскольку иногда, при наличии большой промысловой нагрузки, наиболее крупные и старые рыбы почти полностью изымаются промыслом, что не позволяет получить объективное представление о естественной продолжительности жизни рыб той или иной популяции. Так, при интенсивном промысле продолжительность жизни сельди зал. Петра Великого сокращалась до 6–8 лет, а через некоторое время, после уменьшения промысловой нагрузки, она достигла 13 лет (Гаврилов, Посадова, 1982; Посадова, 1985; Науменко, 2001).

Как и другим популяциям сельди северной Пацифики, озерным присущи большие колебания численности поколений. Доля рыб урожайных генераций у

сельди оз. Нерпичьего на четвертом году жизни может составлять более 30 и даже 40 % от численности всех возрастных групп в улове (рис. 2). Изменение урожайности поколений, вступающих в промысловый запас, проявляется варьированием среднего возраста рыб в уловах кошелькового невода (в августе—сентябре 1988–1997 гг. изменялся от 5,1 до 7,8 года). Минимальные значения среднего возраста отмечены в 1989, 1996 и 1997 гг. — годах пополнения урожайными поколениями 1986, 1993 и 1994 годов рождения.

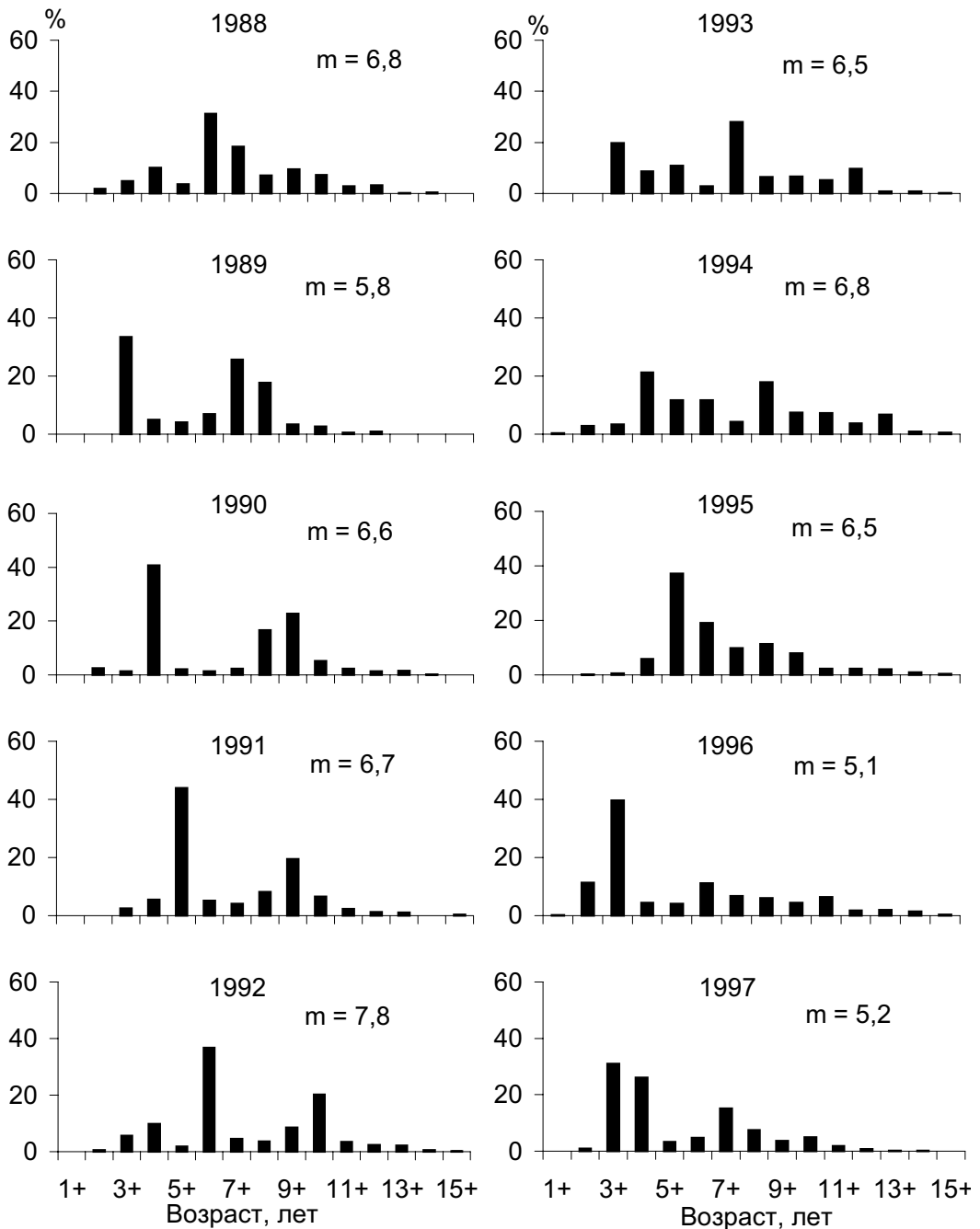


Рис. 2. Возрастной состав сельди оз. Нерпичьего в пересчете на массовый промер в уловах кошельковым неводом в Камчатском заливе в августе—сентябре 1988–1997 гг.: m — средний возраст

Fig. 2. Age composition of Nerpichye Lake herring assessed to be in the purse seine catches in Kamchatski Gulf in August—September in 1988–1997: m — mean age

Сельдь оз. Калыгирь в 1991–1995 гг. имела сходную возрастную структуру (рис. 3). В уловах закидным неводом ее средний возраст изменялся от 5,0 до 8,1 года. Максимальное значение среднего возраста отмечено в 1991 г., минимальное — в 1992 г., после вступления в промысел урожайного поколения 1989 года рождения. Доля рыб данной генерации превышала в исследуемый период 40 % общей численности сельди в уловах. По-видимому, поколение 1989 года рождения было здесь единственным урожайным поколением за годы наблюдений.

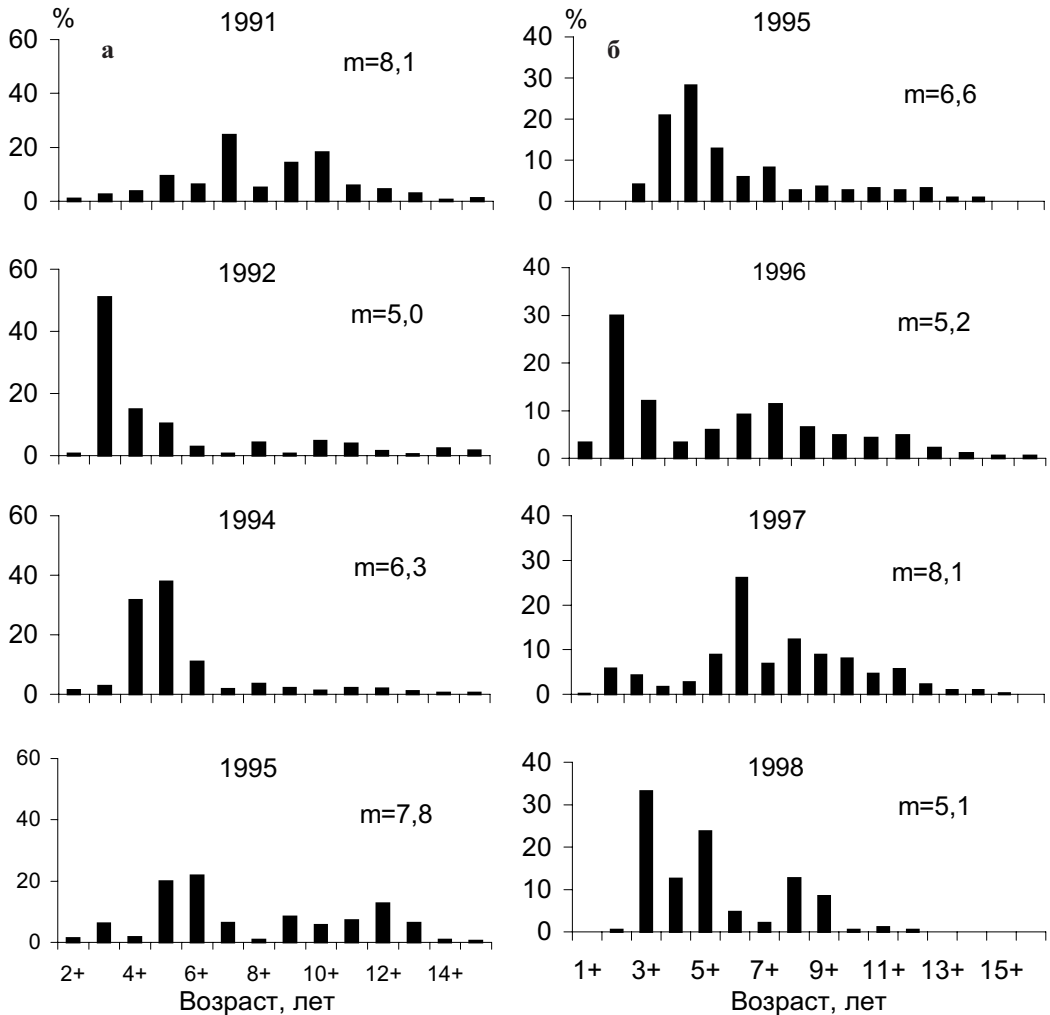


Рис. 3. Возрастной состав сельди в пересчете на массовый промер в уловах в бухте Калыгирь (а) закидным неводом в августе—сентябре 1991–1995 гг. и протоке лагуны оз. Вилюй (б) закидным неводом и ставными сетями в августе—октябре 1995–1998 гг.: m — средний возраст

Fig. 3. Age composition of herring assessed to be in the haul net catches in Kalygyr Bay (a) in August—September in 1991–1995 and in the haul net and fixed net catches in the Viluy Lake lagoon channel (б) in August—October, 1995–1998: m — mean age

Поскольку пробы сельди оз. Вилюй брались из уловов различными орудиями лова (ставные сети и закидной невод), их не сравнивали (рис. 3). В 1995 г. в уловах преобладали рыбы генерации 1990 года рождения, тем не менее в следующем году их доля не была значительной, а в 1997 г. она составила более 25 % улова. В 1998 г. большинство выловленной рыбы составляли поколения 1990, 1993, 1995 годов рождения. Доля рыб генерации 1995 г. превышала 30 %. Сред-

ний возраст особей в уловах в 1995–1998 гг. изменялся от 5,1 до 8,1 года, минимальный отмечен в 1998 г.

Для тихоокеанской сельди, как и для многих других видов рыб (Васнецов, 1953; Анохина, 1971; Белянина, 1971; Дгебуадзе, 1979; и др.), сравнения роста длины и массы затруднены из-за большой межгодовой изменчивости длины и динамики возрастного состава (Трофимов, 1993; Науменко, 2001, 2002). В наших уловах преобладали две или даже три размерные группы (рис. 4, 5). Минимальные значения средней длины наблюдались через год или два после появления в уловах мощных по численности поколений. Особенно хорошо это заметно в изменении размерного состава сельди оз. Нерпичье, где ряд наблюдений насчитывал 10 лет. Так, в 1991 г. доля рыб урожайного поколения 1986 г. составила более 40 % от численности всех остальных возрастных групп, а средняя длина сельди в уловах уменьшилась до 27,6 см. В 1996 г. она достигла минимального за весь период наблюдений значения (26,1 см), что, вероятно, было связано с присутствием в промысловом стаде многочисленного поколения 1993 года рождения. Минимальное значение средней длины в уловах сельди в оз. Калыгирь (22,3 см) наблюдалось в 1992 г. из-за наличия рыб урожайного поколения 1989 г., которые впервые появились в уловах в 1991 г. Наблюдения за сельдью оз. Вилюй проводились с использованием различных орудий лова, поэтому большая доля мелких рыб в пробах 1996 г. — следствие скорее применения сетей с мелкой ячейей, чем высокой численности сельди.

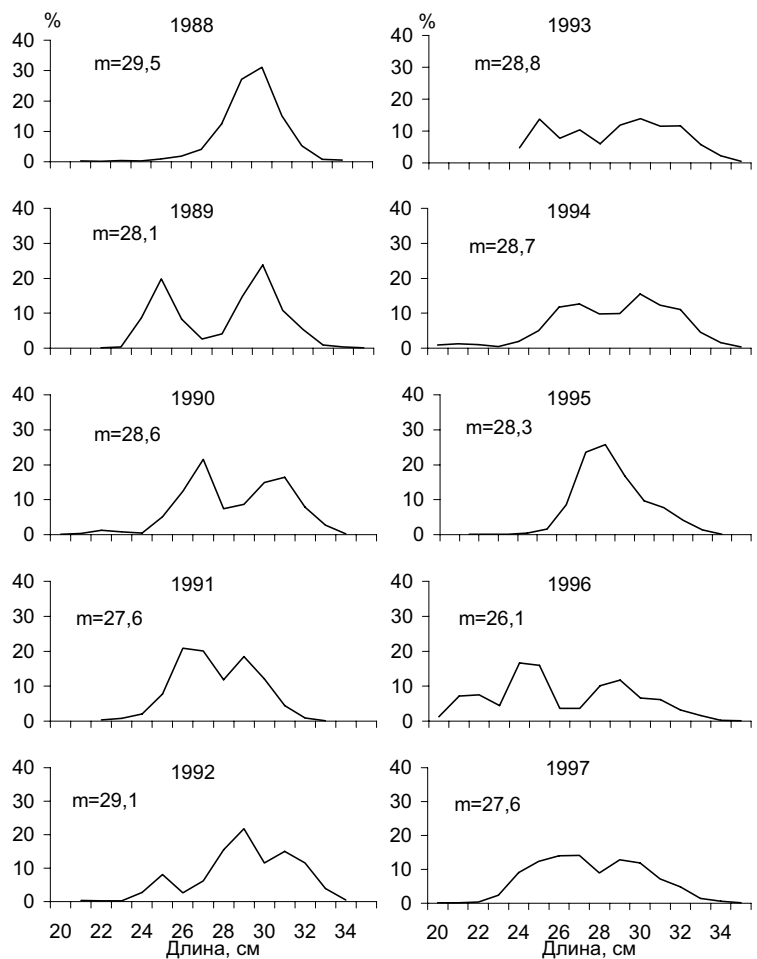


Рис. 4. Размерный состав сельди оз. Нерпичье в уловах кошельковым неводом в Камчатском заливе в августе — сентябре 1988–1997 гг.: m — средняя длина

Fig. 4. Size composition of Nerpichye Lake herring in the purse seine catches in Kamchatski Gulf in August–September, 1988–1997: m — mean length

За весь период наблюдений длина сельди озера Нерпичье, Калыгирь и Вилюй в промысловых уловах изменялась в пределах соответственно 14,5–36,5, 17,0–

33,5 и 11,5–31,0 см. При статистическом сравнении (по t-критерию Стьюдента) средней длины сельди этих популяций по возрастным группам для уменьшения влияния межгодичного варьирования использовались два способа. В первом случае сравнивали осредненные данные за весь период наблюдений, во втором — среднюю длину рыб одинаковых генераций. При этом для уменьшения влияния “размерно-селективной смертности одновозрастных рыб” (Биоэнергетика ..., 1983, с. 355), заключающегося в искажении оценки роста в результате отбора промыслом более крупных особей в младших возрастных группах или повышенной естественной смертности крупных рыб в старших, были использованы особи в возрасте 3+–13+ лет. При сравнении первым способом различия значимы на втором уровне ($p < 0,01$) (табл. 2). При этом самой мелкой была сельдь оз. Вилюй, самой крупной — рыба оз. Нерпичьего. К сожалению, небольшое количество материала не позволило нам провести сравнение длины рыб всех генераций (табл. 3). Для сравнения отбирались только возрастные группы, количество рыб в которых составляло не менее двадцати особей. Тем не менее данные табл. 3 лишь подтверждают различия между длиной рыб исследуемых популяций на еще более высоком уровне ($p < 0,001$).

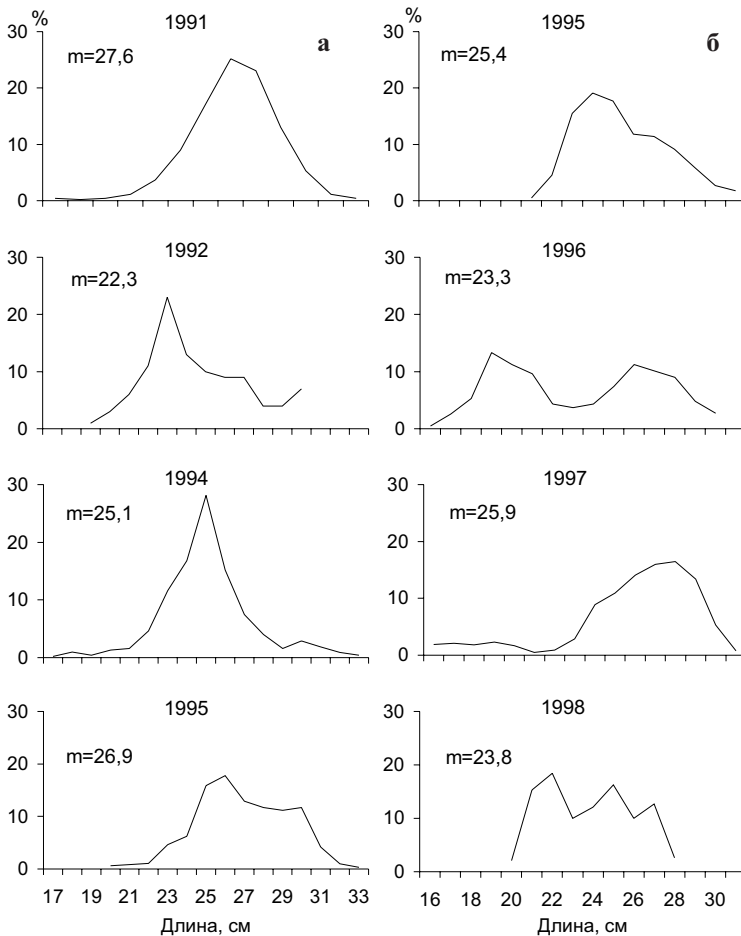


Рис. 5. Размерный состав сельди в уловах в бухте Калыгирь (а) закидным неводом в августе—сентябре 1991–1995 гг. и протоке лагуны оз. Вилюй (б) закидным неводом и ставными сетями в августе—сентябре 1995–1998 гг.: m — средняя длина

Fig. 5. Size composition of herring in the haul net catches in the Kalygyr Bay (a) in August—September, 1991–1995 and in the haul net and fixed net catches in the Viluy Lake lagoon channel (б) in August—September, 1995–1998: m — mean length

Считается, что рост рыб может служить индикатором условий их нагула: чем лучше нагул, тем быстрее растут рыбы (Васнецов, 1953; Анохина, 1971; Никольский, 1974; и др.). Исходя из этого положения можно сказать, что хуже всего питается сельдь оз. Вилюй, а в лучших условиях обитают популяции сельди озер Нерпичье и Калыгирь. В то же время, если судить по среднему квадратическому отклонению, отражающему стабильность условий обитания (чем стабильнее условия среды, тем меньше вариации того или иного признака, и наоборот)

Таблица 2

Средняя длина рыб, показатели ее вариации и результаты сравнения по t-критерию Стьюдента по возрастным группам сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Виллой в августе—октябре 1991–1997 гг.

Table 2

Mean lengths observed, variation limits and results of Student's t-criterion comparison by age groups of herring from the lakes Nerpichye, Kalygyr and Viluy in August—October, 1991–1997

Место наблюдений	Годы	Показатель	Возраст, лет					
			3+	4+	5+	6+	7+	8+
Оз. Нерпичье	1988–1997	m	24,5	26,6	27,6	28,8	29,7	30,3
		lim	20,0–27,5	22,0–29,5	24,5–30,5	26,0–32,0	26,0–33,0	26,5–32,5
		s _x	1,183	0,951	0,930	0,910	0,849	0,922
		n	401	484	435	457	367	410
		t _{ф1}						
Оз. Калыгирь	1991–1992, 1994–1996	m	23,2	24,5	25,6	26,5	27,6	28,4
		lim	19,0–26,5	21,0–27,5	23,5–27,5	23,0–30,0	25,0–31,0	26,5–30,5
		s _x	1,530	1,598	0,958	1,082	1,288	1,108
		n	117	110	123	100	93	37
		t _{ф1}	7,1	12,0	16,4	14,8	11,3	8,8
Оз. Виллой	1995–1997	m	21,5	23,1	24,1	25,6	26,1	26,9
		lim	20,0–22,5	21,5–25,0	21,5–26,0	23,5–28,0	23,5–29,0	24,0–29,5
		s _x	0,763	0,708	0,969	0,933	1,069	1,123
		n	31	53	78	65	59	44
		t _{ф2}	6,0	5,8	10,8	5,6	7,4	6,5
Место наблюдений	Годы	Показатель	Возраст, лет					
			9+	10+	11+	12+	13+	
Оз. Нерпичье	1988–1997	m	30,9	31,5	32,0	32,6	32,8	
		lim	28,0–33,5	28,5–34,5	29,5–34,5	30,0–36,0	31,0–35,5	
		s _x	0,991	1,092	0,982	0,902	1,012	
		n	388	254	102	100	43	
Оз. Калыгирь	1991–1992, 1994–1996	m	28,5	28,9	29,7	29,9	30,4	
		lim	25,5–31,0	25,0–30,5	27,5–32,5	27,5–31,5	28,0–33,5	
		s _x	1,222	1,309	1,142	1,068	1,246	
		n	67	86	49	47	33	
t _{ф1}	13,5	13,5	10,9	12,2	6,5			

Окончание табл. 2
Table 2 finished

Место наблюдений	Годы	Показатель	Возраст, лет				
			9+	10+	11+	12+	13+
Оз. Виллой	1995–1997	m	27,4	28,2	28,6	28,7	28,9
		lim	26,0–30,5	26,0–30,0	27,0–30,0	26,5–30,0	28,0–30,5
		s ^x	1,056	0,864	0,985	0,967	0,848
		n	33	23	18	15	12
		t _{ф2}	16,1	2,3	3,7	4,2	3,3

Примечание. m — средняя длина, см; lim — пределы варьирования; s^x — среднее квадратическое отклонение; n — количество наблюдений; t — фактическое в сравнении выборочных средних озер: t_{ф1} — Нерпичье и Калыгирь; t_{ф2} — Калыгирь и Виллой.

Таблица 3
Средняя длина рыб, показатели вариации (lim) и результаты сравнения по t-критерию Стьюдента по возрастным группам сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Виллой

Table 3
Mean lengths, variation limits (lim) and results of Student's t-criterion comparison by age groups of herring from the lakes Nerpichye, Kalygyr and Viluy

Место наблюдений	Показатель	Возраст рыб, годы				
		1995	1996	1996	1996	1996
Оз. Нерпичье	m	27,3	28,5	24,3	28,5	29,1
	lim	26,0–30,5	27,0–32,0	20,5–27,5	27,0–30,0	27,5–30,0
	n	114	52	143	50	25
Оз. Калыгирь	m	25,1	26,5	23,7	26,0	26,9
	lim	23,5–26,5	25,0–30,0	19,5–26,5	24,5–30,0	25,0–29,5
	n	23	28	98	26	20
	t _{ф1}	12,2	8,8	3,5	12,5	7,0
Оз. Виллой	m	24,1	25,4	24,1	—	25,0
	lim	22,0–25,0	23,5–26,5	22,0–25,0	—	24,0–28,0
	n	62	28	62	—	21
	t _{ф2}	5,0	4,8	7,5	—	2,7

Примечание. m — средняя длина, см; lim — пределы варьирования; n — количество наблюдений; t — фактическое в сравнении выборочных средних озер: t_{ф1} — Нерпичье и Калыгирь; t_{ф2} — Калыгирь и Виллой.

(Поляков, 1961; Емельянов, 1965; Биоэнергетика ..., 1983), условия обитания сельди оз. Калыгирь отличаются максимальной межгодовой или сезонной неустойчивостью (см. табл. 2).

Между длиной и массой рыб во всех популяциях тихоокеанской сельди имеется тесная положительная связь (Науменко, 2001), и озерные сельди Камчатки не являются исключением. Кривые этих связей и уравнения степенной функции, описывающие их, показаны на рис. 6. Масса озерной сельди Камчатки, как и длина, отличается большой изменчивостью. Масса отдельных особей сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Вилюй в осенних уловах варьирует в пределах соответственно 32–600, 50–510, 50–370 г, среднее значение составляет 301, 247, 192 г. Сведения о средних значениях массы сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Вилюй по возрастным группам в конце нагула, а также показатели их вариации представлены в табл. 4. Как и в случае с длиной, самыми большими вариациями массы отличается сельдь оз. Калыгирь.

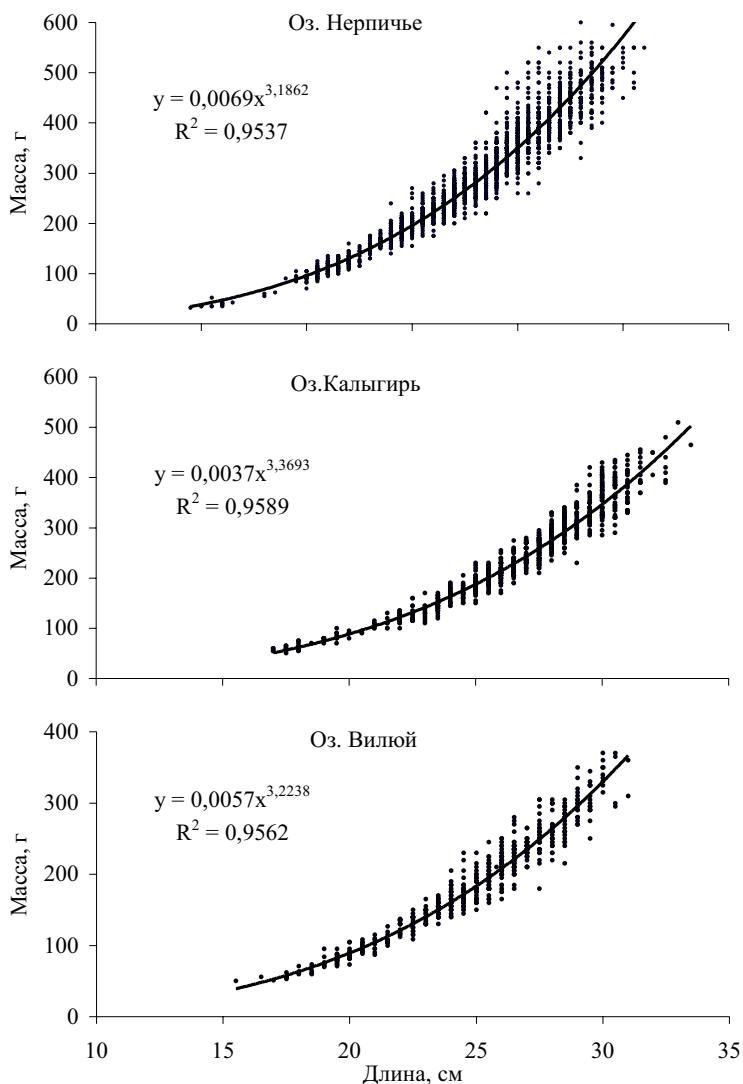


Рис. 6. Связь между длиной и массой сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Вилюй

Fig. 6. Length-weight correlation in herring from the lakes Nerpichye, Kalygir and Viluy

Важным показателем при сравнении размерного состава рыб различных популяций может служить их длина на первом году жизни, поскольку рост особи в это время зачастую определяет время созревания ее гонад и рост в течение всего онтогенеза (Чепракова, 1965; Науменко, 2001; и др.). В качестве показателей роста обычно используют сведения о размерных составах мальков и сеголе-

Таблица 4
Средняя масса рыб и показатели ее вариации по возрастным группам сельди озера Нерпичье, Калыгирь и Виллой в августе—октябре 1988–1997 гг.
Average weight and variation limits by age groups of herring from the lakes Nerpichye, Kaluygur and Viluy in August—October, 1988–1997

Место наблюдений	Годы	Показатель	Возраст, лет					
			3+	4+	5+	6+	7+	8+
Оз. Нерпичье	1988–1997	m	187	232	275	305	336	353
		lim	90–285	122–340	150–400	170–445	180–430	235–495
		n	403	484	435	457	366	410
		s _x	31,9	33,0	41,4	37,3	33,5	41,2
Оз. Калыгирь	1994–1996	m	151	162	189	224	254	273
		lim	70–253	100–280	135–240	170–325	190–350	225–395
		n	61	67	92	74	24	15
		s _x	41,3	44,3	21,7	29,8	46,9	44,0
Оз. Виллой	1995–1997	m	112	144	162	196	213	232
		lim	83–140	103–190	108–225	153–250	155–310	175–325
		n	31	53	78	64	60	44
		s _x	16,1	15,4	21,7	26,7	29,3	31,2
Место наблюдений	Годы	Показатель	Возраст, лет					
Оз. Нерпичье	1988–1997	m	374	402	429	434	444	13+
		lim	230–515	280–530	310–530	330–550	330–550	
		n	388	254	102	100	43	
		s _x	45,7	45,1	44,2	43,6	45,0	
Оз. Калыгирь	1994–1996	m	274	278	313	315	351	
		lim	225–360	215–360	220–395	260–430	260–465	
		n	22	15	18	22	18	
		s _x	37,3	39,5	53,9	40,7	68,3	
Оз. Виллой	1995–1997	m	246	268	283	288	299	
		lim	140–370	200–330	240–360	205–350	250–370	
		n	33	23	18	15	12	
		s _x	39,7	27,7	35,8	45,7	34,9	

Примечание. m — средняя масса, г; lim — пределы варьирования; s_x — среднее квадратическое отклонение; n — количество наблюдений.

ток рыб или расчисленные по чешуе данные о длине их годовиков. В литературе имеются сведения о том, что в отдельные годы рост сельди оз. Калыгирь на первом году жизни вполне сопоставим и даже опережает рост рыб корфо-карагинской популяции и сельди оз. Нерпичье (Науменко, 1993; Трофимов, Науменко, 2000). Сельдь же оз. Нерпичье не отстает в росте от сельди корфо-карагинской популяции (Трофимов, 1993). Все литературные данные основаны на расчисленных по чешуе материалах и не являются полными, поскольку в них отсутствуют данные о росте сельди оз. Виллой.

Для сравнения размеров на первом году жизни популяций озерной сельди мы также воспользовались расчисленными по чешуе данными. Чтобы исключить влияние межгодовых различий в росте рыб, брали пробы из поколений средней численности, в возрасте 4–12 лет. Результаты вычислений приведены в табл. 5. Как видно из данных табл. 5, длина озерной сельди исследуемых популяций на первом году жизни почти не различается.

Таблица 5

Расчисленная по чешуе длина сельди озер Нерпичье,
Калыгирь и Виллой на первом году жизни, см

Table 5

Herring length for the first year of life rebuilt from scale
for the lakes Nerpichye, Kalygyr and Viluy, cm

Популяция	Мин.—макс. длина	Средняя длина	Кол-во рыб, экз.
Оз. Нерпичье	5,2–13,7	9,8	1183
Оз. Калыгирь	5,6–14,0	9,6	95
Оз. Виллой	5,0–12,6	9,3	248

Линейный рост

Известно, что большинство видов рыб наиболее хорошо растет в первые годы жизни, до наступления половой зрелости, затем рост замедляется. Эта закономерность показана очень многими учеными, в том числе и для озерных сельдей Камчатки (Науменко, 1993, 2001, 2002; Трофимов, 1993). Для построения кривых роста сельди и с целью уменьшения влияния размерно-селективной смертности одновозрастных рыб (Биоэнергетика ..., 1983) мы воспользовались теоретическими величинами, рассчитанными при помощи уравнения Берталанфи. Его параметры для линейного и весового роста сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Виллой приведены в табл. 6, а кривые, описывающие рост, — на рис. 7. Изменение длины и массы озерной сельди носит плавный характер. Лишь на кривой зависимости длины от возраста можно различить уменьшение темпа роста рыб в течение их жизни. Это замедление у сельди оз. Нерпичье наступает примерно на пятом году жизни, оз. Калыгирь — на четвертом году, оз. Виллой — на третьем году жизни.

Самыми высокими линейными и весовыми приростами характеризуется сельдь оз. Нерпичье, самыми низкими — оз. Виллой. Примерно до третьего—четвертого годов жизни рост рыб всех популяций отличается наибольшими темпами, затем наступает замедление. Кривая роста массы имеет более плавный характер.

Кривые роста, построенные по теоретически рассчитанным значениям длины, отражают лишь самое общее представление о его динамике и не раскрывают различий в росте отдельных поколений и разнополых рыб. Известно, что особи многочисленных генераций корфо-карагинской сельди растут хуже рыб поколений средней и малой численности (Науменко, 2001), а самцы тихоокеанской сельди созревают быстрее самок (Нау, 1985).

Для анализа роста рыб различных поколений и полов использовались расчисленные по чешуе данные. К сожалению, мы не имеем в своем распоряжении

Таблица 6
 Параметры уравнения Берталанфи для сельди
 озера Нерпичье, Калыгирь и Вилюй

Table 6

Parameters of Bertalanfy's equation for herring
 from the lakes Nerpichye, Kalygyr and Viluy

Популяция сельди	K	Параметры		
		T_0	L	W
Оз. Нерпичье	0,207	-2,294	34,6	532,9
Оз. Калыгирь	0,312	-0,943	30,4	395,6
Оз. Вилюй	0,217	-3,195	29,7	294,2

Примечание. K — коэффициент замедления скорости роста; T_0 — возраст рыбы при нулевой длине, годы; L — максимальная теоретическая длина, см; W — максимальная теоретическая масса, г.

ным объединить данные о приростах рыб поколений примерно сопоставимой численности (Поляков, 1961) за два года наблюдений за сельдью озера Нерпичье и Вилюй. Результаты вычислений представлены в табл. 7, где приведены длины и их абсолютные и относительные приросты у самцов и самок сельди из этих водоемов по возрастным группам.

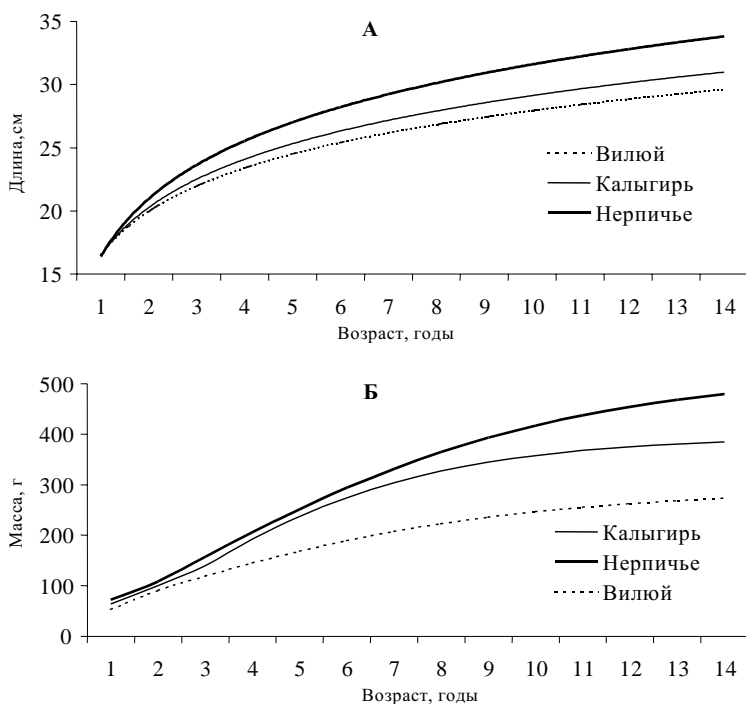


Рис. 7. Кривые Берталанфи линейного (А) и весового (Б) роста сельди озера Нерпичье, Калыгирь и Вилюй

Fig. 7. Curves Bertalanfy of linear (A) and mass (B) growth of herring from the lakes Nerpichye, Kalygyr and Viluy

Самцы несколько отстают в росте от самок (табл. 7). Особенно хорошо это заметно на примере сельди оз. Вилюй, у которой массовое созревание обоих полов наступает в одном возрасте (на втором году жизни). На третьем и четвертом годах приросты самцов значительно меньше, чем у самок. В дальнейшем, примерно к десяти годам, разница в росте компенсируется. У сельди оз. Нерпичье, самцы становятся зрелыми на год раньше самок, сразу после массового созревания их абсолютный и относительный приросты уменьшаются по сравнению с этими показателями у самок. На четвертом и пятом годах жизни самцы растут хуже самок. Однако в дальнейшем различия в их росте исчезают, и рыбы обоих полов растут одинаково.

Кроме характеристик роста разнополых рыб, из данных табл. 7 можно почерпнуть сведения об особенностях роста рыб разных популяций. Первые два года особи сельди озер Нерпичье и Виллюй растут одинаково. Различие наступает через год после массового созревания рыб оз. Виллюй, когда их приросты почти в полтора раза меньше, чем у сельди из первого водоема. Но, если у разнополых рыб различия в росте, связанные с разницей во времени их созревания, с возрастом компенсируются, то у рыб разных популяций компенсации не происходит. В связи с этим можно заключить, что различия в росте и размерно-весовых характеристиках сельди озер Нерпичье и Виллюй обусловлены в основном различием в скорости созревания.

В литературе неоднократно отмечалось, что озерные сельди Камчатки растут медленнее морской корфо-карагинской сельди (Науменко, 2001, 2002). Однако в целом, если судить о размерах рыб по возрастным группам, невозможно сделать однозначный вывод о худшем росте сельди, населяющей лагуны (озера). Охотская сельдь (одна из крупнейших в Тихом океане популяций морской сельди) растет медленнее сельди оз. Нерпичьего (Науменко, 2001). Среднемноголетние значения длины рыб по возрастным группам анадырской популяции сопоста-

Таблица 7

Расчисленные по чешуе длина (L), абсолютные (Y) и относительные (R) приросты самок и самцов сельди озер Нерпичье и Виллюй по возрастным группам

Table 7

Length (L), absolute (Y) and relative (R) growth rebuilt from scale for females and males of Nerpichye and Viluy herring by age groups

Место и время наблюдений	Пол	Показатель	Возраст, годы											Кол-во рыб, экз.	
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11		
Оз. Нерпичье, август 1990–1991 гг.	Самка	L	10,0	17,3	22,2	24,8	27,2	27,9	28,9	29,7	30,3	30,7	31,2	370	
		Y	10,0	7,3	4,9	2,6	2,4	0,7	1,1	0,8	0,6	0,4	0,5		
		R	0,73	0,28	0,12	0,09	0,03	0,04	0,03	0,02	0,01	0,01	0,02		
	Самец	L	10,1	17,4	22,7	24,6	26,3	27,6	28,4	29,1	29,7	30,1	30,6		341
		Y	10,1	7,3	5,3	1,9	1,7	1,3	0,9	0,7	0,6	0,4	0,5		
		R	0,72	0,31	0,08	0,07	0,05	0,03	0,03	0,02	0,01	0,01	0,02		
Самка	L	9,2	16,5	20,0	22,1	23,6	24,8	25,7	26,5	27,2	27,7	28,2	113		
	Y	9,2	7,3	3,5	2,1	1,5	1,2	1,0	0,7	0,7	0,5	0,4			
	R	0,79	0,21	0,10	0,07	0,05	0,04	0,03	0,03	0,02	0,02	0,02			
Самец	L	9,4	16,5	19,7	21,4	22,8	23,9	24,8	25,3	26,5	27,3	28,4		72	
	Y	9,4	7,1	3,1	1,8	1,4	1,1	0,9	0,4	1,2	0,8	1,1			
	R	0,75	0,19	0,09	0,06	0,05	0,04	0,02	0,02	0,05	0,03	0,04			

Примечание. Жирным шрифтом обозначена длина рыб в момент их массового созревания.

вимы с таковыми у сельди оз. Виллой. Самые быстрорастущие из популяций тихоокеанской сельди — некоторые озерные сельди, обитающие в лагунах овов Хоккайдо и Хонсю (рис. 8). Так, сельди из озер Аккеси и Хинума опережают в росте рыб морской корфо-карагинской популяции, считающихся самыми быстрорастущими (Науменко, 2001). М.И.Шатуновский (1980, 1983) на примере сельди, трески и других видов рыб, обитающих в восточной части Атлантического океана, отмечал клинальную изменчивость роста, которую связывал с температурными условиями мест их обитания. Скорость роста южных популяций атлантических рыб выше, чем северных. Особенно эта разница велика в первые годы жизни, после наступления половой зрелости она резко замедляется. При этом с повышением температуры воды скорость развития половых желез опережает скорость роста, и рыбы достигают половой зрелости при меньших размерах тела. В то же время рыбы, быстрее достигшие максимальных размеров и зрелости, живут меньше.

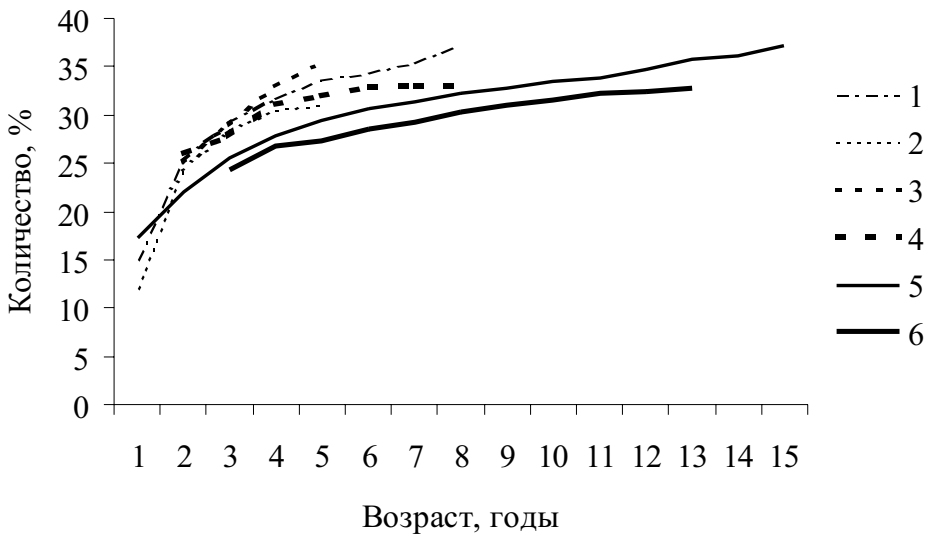


Рис. 8. Длина сельди по возрастным группам: 1 — оз. Хинума, 2 — оз. Мангоку, 3 — оз. Аккеси, 4 — оз. Обучи (Lizuka, Morita, 1991); 5 — корфо-карагинская популяция (Науменко, 2001); 6 — оз. Нерпичье. Пересчет полной длины рыб из японских лагун на длину по Смитту сделан по формуле, предлагаемой Н.И.Науменко (2001)

Fig. 8. Herring length by age groups in the lakes: 1 — Khinuma, 2 — Mangoku, 3 — Akkesi, 4 — Obutchi (Lizuka, Morita, 1991); 5 — Korph-Karaginskaya population (Науменко, 2001); 6 — Nerpichye Lake. Assessment of total length of fish from Japanese lagoons to the length by Smith is carried out from the equation, suggested by N.I.Naumenko (Науменко, 2001)

И хотя многими исследованиями ставилось под сомнение значение температуры как фактора, контролирующего скорость обменных процессов и роста рыб северных широт и северо-западной Пацифики (Пономарев, 1993; Швыдкий, Вдовин, 1999), закономерность клинального изменения скорости роста и других биологических показателей можно распространить и на озерных сельдей. Ранее было показано, что сельдь, обитающая у южных границ ареала, отличается меньшими значениями предельного возраста. Кроме того, она характеризуется повышенным темпом роста (рис. 8), особенно в первые годы жизни, и ранним созреванием. Тем не менее, по данным большого обзора, выполненного Н.И.Науменко (2001), какой-либо закономерности в изменении константы роста в уравнении роста Берталанфи у различных популяций тихоокеанской сельди с юга на север или у озерных и прибрежных популяций по сравнению с морскими, в отличие от атлантической сельди (Taylor, 1958; Шатуновский, 1980, 1983), не обнаружено.

Созревание и его связь с линейным ростом

Рассмотрим особенности созревания исследуемых популяций озерной сельди. В табл. 8 и 9 приведены сведения о доле зрелых рыб по размерным и возрастным группам озерных сельдей Камчатки. Сельдь оз. Нерпичье впервые созревает на третьем году жизни при длине 19 см, озер Калыгирь и Вилюй — на втором, при длине соответственно 18 и 13 см. Самцы созревают раньше самок, что характерно для тихоокеанской сельди (Нау, 1985). Более половины самок сельди озер Нерпичье и Калыгирь становятся зрелыми, достигая длины 22 см на четвертом году жизни. Более половины самцов созревают на третьем году жизни при длине соответственно 19 и 20 см. В оз. Вилюй большинство самок созревает на втором году жизни (1+) при длине 15 см. Массовое созревание самцов также наступает на втором году жизни, но при длине на 2 см меньше.

Таким образом, время наступления половой зрелости у разных популяций озерных сельдей Камчатки варьирует в пределах изменения этого признака у тихоокеанской сельди Тихого океана начинают созревать на втором году. К этой группе относятся рыбы, обитающие в Желтом море и у берегов Калифорнии (Spratt, 1981, по: Нау, 1985; Chang, 1983), сахалино-хоккайдской, де-кастринской, охотской, корфо-карагинской, восточноберинговоморской популяций сельди, зал. Петра Великого и Британской Колумбии (Науменко, 2001), все озерные сель-

Таблица 8

Доля неполовозрелых рыб по размерным группам сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Вилюй

Table 8

Водоем	Пол	Длина, см										
		13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
Оз. Нерпичье	Самка	—	—	—	100,0	100,0	100,0	100,0	80,0	59,6	28,6	21,4
	Самец	—	—	—	1	3	1	9	35	47	21	28
Оз. Калыгирь	Самка	—	—	—	—	—	100,0	42,8	30,0	15,1	7,3	3,1
	Самец	—	—	—	2	—	1	7	50	53	41	64
Оз. Вилюй	Самка	100,0	60,0	0,0	0,0	9,5	0,0	—	—	—	—	—
	Самец	2	5	8	16	21	14	—	—	—	—	—
Оз. Нерпичье	Самка	—	—	—	—	—	100,0	88,9	70,0	61,9	26,2	11,9
	Самец	—	—	—	—	8	9	10	8	21	42	42
Оз. Вилюй	Самка	—	—	—	—	—	100,0	62,5	14,3	15,8	3,2	2,1
	Самец	—	—	—	—	9	8	6	14	19	31	48
Оз. Вилюй	Самка	100,0	60,0	0,0	0,0	9,5	0,0	—	—	—	—	—
	Самец	2	5	8	16	21	14	—	—	—	—	—
Оз. Вилюй	Самка	0,0	—	0,0	8,3	0,0	0,0	—	—	—	—	—
	Самец	2	—	5	12	13	19	—	—	—	—	—

Примечание. Первая строка — доля, %; вторая — количество рыб, экз.

Таблица 9

Доля неполовозрелых рыб по возрастным группам сельди озера Нерпичье, Калыгирь и Вилюй

Table 9

Percent of immature fishes by age groups of Nerpichye, Kalygyr and Viluy herring

Пол	Водоем	Возраст, годы					
		2	3	4	5	6	7
Самка	Оз. Нерпичье	–	77,5	21,2	2,9	0,9	–
		–	80	66	69	106	–
	Оз. Калыгирь	80,0	57,5	26,8	17,2	4,5	3,4
		5	40	97	64	67	58
	Оз. Вилюй	18,7	0,0	2,1	1,0	0,0	0,0
		64	76	48	95	66	65
Самец	Оз. Нерпичье	–	26,9	5,3	4,8	1,4	–
		–	93	113	62	70	–
	Оз. Калыгирь	75,0	35,7	6,2	8,9	1,8	2,3
		8	42	81	45	55	43
	Оз. Вилюй	3,6	0,0	0,0	–	–	–
		28	47	37	–	–	–

Примечание. Первая строка — доля, %; вторая — количество рыб, экз.

ди, обитающие у берегов Японии (Lizuka, Morita, 1991) и о. Сахалин (Ившина, Ширманкина, 2001). Однако созревание в этом возрасте у рыб перечисленных популяций наблюдается не всегда. В отдельные годы двухгодовики не принимают участия в нересте (Lizuka, Morita, 1991; Науменко, 2001). Японские исследователи считают это признаком роста численности популяции, связанным с появлением многочисленных поколений в нерестовой части стада.

Известно, что скорость созревания рыб зависит от множества факторов внешней среды, и в первую очередь от условий их нагула (Кошелев, 1971; Поляков, 1971; Никольский, 1974; Иванков, 2001; и др.). В большинстве случаев данная зависимость выражается следующим образом: чем лучше условия нагула, тем быстрее происходит накопление питательных веществ в гонадах и быстрее идет процесс их созревания (иногда ускорение полового созревания происходит и в результате ухудшения условий существования, но сопровождается при этом замедлением темпа роста). Таким образом, в годы появления многочисленных поколений условия нагула рыб могут ухудшаться, и наступление половой зрелости происходит в более поздние сроки. Так же считает Н.И.Науменко (2001): зрелые двухгодовики корфо-карагинской сельди появляются в популяции только в годы ее низкой численности. Очевидно, что в этом случае, при определенном постоянстве кормовой базы, уменьшение сроков первого созревания рыб можно объяснить улучшением условий нагула. При уменьшении численности популяции кормовые условия оставшихся особей улучшаются, причем уменьшение сроков первого созревания сопровождается увеличением темпа роста рыб. Ярким подтверждением этому являются озерные сельди Японии, большинство особей которых созревает на втором году жизни, отличаясь при этом одним из самых быстрых темпов роста среди популяций тихоокеанской сельди. Вероятно, подобные наблюдения и создали предпосылки для утверждения, что быстрый рост в первые годы жизни сельди обуславливает ее раннее созревание.

Если исходить из того, что быстрый рост рыб в период, предшествующий созреванию гонад, определяет их раннее созревание или, по крайней мере, сопровождает его, то сельдь оз. Вилюй должна отличаться самым быстрым ростом на первом году жизни по сравнению с особями популяций озера Нерпичье и Калы-

гирь. Однако этого не происходит (см. табл. 5, 7): рост всех популяций озерной сельди Камчатки в период, предшествующий созреванию, не различается. Следовательно, быстрый линейный рост особей той или иной популяции до наступления половой зрелости, или факторы, его определяющие, не всегда влияют на время созревания их гонад или каким-то образом определяют его.

В.В.Васнецов (1953) показал, что период замедления роста у большинства видов рыб примерно совпадает с моментом достижения половой зрелости. В дальнейшем многие исследователи утверждали, что для некоторых видов существует прямая связь между линейным и генеративным ростом (Чугунова, 1959; Никольский, 1974; и др.). Смысл ее в том, что часть питательных веществ, которая до наступления половой зрелости расходовалась на соматический рост рыбы (в том числе линейный), с момента созревания гонад расходуется на генеративный рост, и рыба медленнее растет в длину. Со временем наступления половой зрелости связывали замедление роста в определенный период жизни корфо-карагинской сельди, сельди озер Нерпичье, Калыгирь и других популяций этого вида в Тихом океане (Качина, 1981; Трофимов, 1993; Науменко, 2001, 2002). Однако Г.А.Богданов (2002) на основе анализа кривых роста полагает обратное: созревание гонад не оказывает влияния на рост тихоокеанской сельди и других видов рыб. Это утверждение основано на том, что рост рыб должен замедляться в момент (год) наступления половой зрелости, поскольку именно в этот год часть питательных веществ (ранее расходованная на рост) впервые расходуется на генеративный обмен. На самом же деле резкого замедления не происходит.

В целом связь роста и созревания хорошо обоснована в ряде авторитетных работ по физиологии рыб (Строганов, 1962; Шатуновский, 1978, 1980, 1983; Швыдкий, Вдовин, 1993, 1999, Швыдкий, 2000; и др.). В них показано, что соматический рост определяется преимущественно интенсивностью белкового обмена, а генеративный — липидного, или жирового. Первый преобладает до наступления половой зрелости, второй — после. С увеличением возраста снижается эффективность использования пищи на рост и увеличивается доля генеративного обмена в годовом балансе энергии. Хотя первое созревание гонад и требует относительно большего количества энергии, чем второе и последующие, но и доля питательных веществ, накопленная к этому времени в организме рыбы, больше, чем во время второго и последующих созреваний, когда за счет нерестового периода сокращается время нагула рыб, увеличиваются относительная масса их гонад, степень истощения и продолжительность посленерестового восстановления (Шатуновский, 1980).

Таким образом, время максимального уменьшения темпа роста отстает от момента массового созревания (на год или два), и этим дополнительно сглаживается различие в росте созревающих самцов и еще неполовозрелых самок. Этим можно объяснить отсутствие различий в росте созревающих в два года рыб оз. Вилюй и неполовозрелых к этому времени особей сельди оз. Нерпичье и более плавный характер изменения показателей роста у самок сельди оз. Нерпичье, процесс созревания которых более растянут во времени по сравнению с самцами (см. табл. 7).

Кроме того, как было показано выше, рост сельди оз. Вилюй не отличается от роста сельди оз. Нерпичье в два первых года жизни (табл. 7). Самое большое различие в их приростах наблюдается на третьем году (следующий год после массового созревания сельди оз. Вилюй). Позднее различия в росте рыб этих популяций не так велики, но полностью не компенсируются в течение всей последующей жизни. Учитывая, что процесс созревания гонад рыб оз. Нерпичье более растянут во времени, а сельдь оз. Вилюй созревает почти одновременно, вполне допустимо, что на созревание используется энергия, которая могла бы быть израсходована в процессе линейного роста. За счет этого и возникает различие в росте рыб этих популяций.

Б.В.Кошелев (1971) считает, что явление одновременного уменьшения размеров тела при увеличении скорости созревания наблюдается и у других видов рыб и является своеобразной формой адаптациогенеза. Такие явления свидетельствуют о неблагоприятных условиях существования популяции. Существует мнение, что возникновение карликовых форм, отличающихся повышенной скоростью созревания, происходит в результате нарушения обычного соотношения пластического и энергетического обменов в организме рыб (Криксунов, Шатуновский, 1979; Шатуновский, 1980, 1999). Так, невозможность для корюшки в определенный период жизни перехода на питание более крупными формами зоопланктона приводит к резкому сокращению белкового синтеза, в результате чего замедляется темп роста, усиливается липидный обмен и гонады созревают в более ранние, чем обычно, сроки, что, в свою очередь, приводит к возникновению карликовой “снетковой” формы этого вида. В нашем случае все сказанное выше можно было бы отнести к сельди оз. Вилюй, однако отсутствие подробных сведений о питании и особенностях жиронакопления рыб данной популяции оставляет вопрос о связи ее раннего созревания с питанием открытым.

Выводы

Максимальный возраст рыб, отмеченный в пробах сельди оз. Нерпичьего, составляет 15+ лет, сельди оз. Калыгирь — 17 лет, сельди оз. Вилюй — 18 лет. Озерным сельдям, как и другим популяциям северной Пацифики, присущи большие колебания численности поколений. Доля рыб урожайных генераций у сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Вилюй на четвертом—шестом годах жизни может составлять более 30 и даже 40 % от численности всех возрастных групп в улове. Изменение урожайности поколений, вступающих в промысловый запас, косвенно отражает варьирование среднего возраста рыб в уловах. Так, у сельди оз. Нерпичьего этот показатель изменялся от 5,1 до 7,8 года, а его минимальные значения были отмечены в 1989, 1996 и 1997 гг. — годах пополнения урожайными поколениями 1986, 1993 и 1994 годов рождения. Средний возраст сельди оз. Калыгирь изменялся от 5,0 до 8,1 года. Минимальное значение отмечено в 1992 г., после вступления в промысел урожайного поколения 1989 года рождения.

В размерно-весовых показателях рыб исследуемых популяций имеются достоверные различия (за исключением особей в возрасте одного года). Наименьшую длину и массу имеет сельдь оз. Вилюй, наибольшую — сельдь оз. Нерпичьего. Если рассматривать весь период наблюдений, то длина сельди озер Нерпичье, Калыгирь и Вилюй в промысловых уловах изменялась в пределах соответственно 14,5–36,5, 17,0–33,5 и 11,5–31,0 см. Масса отдельных особей сельди из этих водоемов в осенних уловах варьировала в пределах соответственно 32–600, 50–510, 50–370 г, а среднее значение составляло 301, 247, 192 г. Максимальной вариацией длины и массы внутри возрастного класса отличается сельдь оз. Калыгирь.

Наиболее быстрым ростом из исследуемых популяций отличается сельдь оз. Нерпичьего, медленным — сельдь оз. Вилюй.

Сельдь оз. Нерпичьего впервые созревает на третьем году жизни при длине 19 см, озер Калыгирь и Вилюй — на втором, при длине соответственно 18 и 13 см. Самцы созревают раньше самок. Более половины самок сельди озер Нерпичье и Калыгирь становятся зрелыми на четвертом году жизни, самцов — на третьем году. Массовое созревание обоих полов сельди оз. Вилюй происходит на втором году жизни.

Созревание гонад камчатской озерной сельди оказывает влияние на ее рост, обуславливая различия в росте ее популяций. Изменение темпа роста происходит не в возрасте массового созревания рыб, а на следующий год, когда большая часть рыб становится зрелой вторично и за счет нереста уменьшается время их нагула. Уменьшение темпа роста тем значительнее, чем больше доля рыб, созревающих вторично.

Литература

- Анохина Л.Е.** Об изменчивости роста онежской сельди Белого моря // Закономерности роста и созревания рыб. — М.: Наука, 1971. — С. 21–31.
- Белянина Т.Н.** Некоторые сравнительные данные по биологии снетка и корюшки // Закономерности роста и созревания рыб. — М.: Наука, 1971. — С. 153–168.
- Биоэнергетика и рост рыб.** — М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. — 408 с.
- Богданов Г.А.** О связи линейного роста рыб с созреванием // Тр. ВНИРО. — 2002. — Т. 141. — С. 47–57.
- Васнецов В.В.** О закономерностях роста рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. — М.; Л.: АН СССР, 1953. — С. 218–226.
- Гаврилов Г.М., Посадова В.П.** Динамика численности тихоокеанской сельди *Clupea pallasii pallasii Valenciennes (Clupeidae)* залива Петра Великого // Вопр. ихтиол. — 1982. — Т. 22, вып. 5. — С. 760–772.
- Дгебуадзе Ю.Ю.** Рост леща в водоемах разных широт // Изменчивость рыб пресноводных экосистем. — М.: Наука, 1979. — С. 74–92.
- Емельянов С.В.** Разнокачественность на стадии выклева личинок осетровых и костистых рыб, полученных из икры одной самки // Теоретические основы рыбоводства. — М.: Наука, 1965. — С. 187–204.
- Иванков В.Н.** Репродуктивная биология рыб. — Владивосток: ДВГУ, 2001. — 224 с.
- Ившина Э.Р., Ширманкина Л.С.** Биологическая характеристика сельди оз. Тунайча и перспективы ее промыслового использования: Отчет о НИР / СахНИРО. — Инв. № 8830. — Южно-Сахалинск, 2001. — 38 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.
- Криксунов 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.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.** Рост животных. — М.: Наука, 1976. — 291 с.
- Науменко Н.И.** Возраст и рост сельди озера Калыгирь // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 1993. — Вып. 2. — С. 202–208.
- Науменко Н.И.** Возрастная структура уловов сельди *Clupea pallasii Valenciennes (Clupeidae)* дальневосточных морей // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 1998. — Вып. 4. — С. 20–27.
- Науменко Н.И.** Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. — Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2001. — 334 с.
- Науменко Н.И.** О росте тихоокеанской сельди *Clupea pallasii Valenciennes (Clupeidae)* // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. — Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2002. — Вып. 6. — С. 67–74.
- Никольский Г.В.** Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов. — М.: Пищ. пром-сть, 1974. — 448 с.
- Ожигин В.К., Ярагина Н.А., Третьяк В.Л., Ившин В.С.** Рост аркто-норвежской трески. — Мурманск: ПИНРО, 1996. — 60 с.
- 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.
- Пономарев В.И.** Межсезонные изменения уровня активности пищеварительных ферментов у рыб северных широт // Вопр. ихтиол. — 1993. — Т. 33, № 3. — С. 402–406.
- Посадова В.П.** Межгодовая изменчивость нерестовых подходов сельди залива Петра Великого // Сельдевые северной части Тихого океана. — Владивосток: ТИРО, 1985. — С. 22–29.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. — М.: Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.
Программное обеспечение задач долгосрочного прогноза рыбного промысла для персональных ЭВМ ТИНРО: методическое руководство. — Владивосток: ТИНРО, 1989. — 84 с.

Строганов Н.С. Экологическая физиология рыб. — М.: Изд-во МГУ, 1962. — Т. 1. — 444 с.

Трофимов И.К. Размерно-весовая структура и рост сельди оз. Нерпичье // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 1993. — Вып. 2. — С. 216–221.

Трофимов И.К., Науменко Н.И. Некоторые аспекты биологии тихоокеанской сельди *Clupea pallasii pallasii* озер Нерпичье и Кальгирь (Восточная Камчатка) // Исследования биологии и динамики численности промысловых рыб камчатского шельфа. — Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 2000. — Вып. 5. — С. 12–18.

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

Чепракова Ю.И. Изменение качественных показателей икры при повторном нересте // Теоретические основы рыбоводства. — М.: Наука, 1965. — С. 73–76.

Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб. — М.: АН СССР, 1959. — 163 с.

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. Метаболические закономерности внутривидовой изменчивости некоторых популяционных параметров морских рыб // Вид и его продуктивность в ареале. — М.: Наука, 1983. — С. 128–133.

Шатуновский М.И. Трофо-энергетические механизмы внутригенерационной изменчивости рыб // Изв. РАН. Сер. биол. — 1999. — № 4. — С. 501–504.

Швыдкий Г.В. Динамика физиологических показателей кеты *Oncorhynchus keta* в процессе генеративного роста // Вопр. ихтиол. — 2000. — Т. 40, № 3. — С. 418–420.

Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н. Сезонный рост горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* охотоморских группировок (эколого-физиологический аспект) // Вопр. ихтиол. — 1999. — Т. 39, № 2. — С. 269–272.

Швыдкий Г.В., Вдовин А.Н. Физиологические аспекты роста дальневосточной сардины *Sardinops sagax melanosticta* // Вопр. ихтиол. — 1993. — Т. 33, № 2. — С. 314–316.

Chang C.Y. The herring (*Clupea harengus pallasii*) and its fisheries in the Yellow sea // FAO Fisheries Report. — 1983. — № 291, vol. 2. — P. 85–94.

Hay D.E. Reproductive biology of pacific herring (*Clupea harengus pallasii*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1985. — Vol. 42, suppl. 1. — P. 111–126.

Kanno Y. Age composition and the fluctuation of annual landings // Bull. Fac. Fish. Hokk. Univ. — 1987. — Vol. 38, № 4. — P. 358–365.

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

McHugh J.L. Geographic variation in the pacific herring // Copeia. — 1954. — № 2. — P. 139–151.

Taylor C.C. Cod growth and temperature // J. Conseil. Int. Explor. Mer. — 1958. — Vol. 23, № 3. — P. 366–370.

Поступила в редакцию 5.07.05 г.