

УДК 574.3(265.53)639.222.03

DOI: 10.15853/2072-8212.2018.48.43-51

ДИНАМИКА БИОМАССЫ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASII* ТАУЙСКОЙ ГУБЫ ОХОТСКОГО МОРЯ В СТРУКТУРЕ ОХОТОМОРСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ ВИДА

Р.Р. Юсупов, Е.В. Кащенко*



Ст. н. с., Институт биологических проблем Севера ДВО РАН (г. Магадан)

685000 Магадан, ул. Портовая, 18

Тел./факс: (4132) 63-44-63. E-mail: ryusupov_mag@mail.ru

*Мл. н. с., Магаданский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии

685000 Магадан, ул. Портовая, 36/10

Тел., факс: (4132) 607-415, 607-419. E-mail: helenk_mag@mail.ru

ТИХООКЕАНСКАЯ СЕЛЬДЬ, ДИНАМИКА БИОМАССЫ, ПРОДУКТИВНОСТЬ, ОХОТСКОЕ МОРЕ

На основе собственных материалов и литературных данных исследованы динамика биомассы и формирование соматической продукции сельди Тауйской губы и других популяций вида Охотского моря и прилегающих акваторий. Установлено, что в зависимости от особенностей темпов весового роста и естественной убыли сельди, с возрастом между популяциями вида наблюдаются различия, выражающиеся в асимметрии параболических кривых динамики биомассы, характеризующих разную скорость ее нарастания и убыли. По этому показателю сельдь Тауйской губы близка к гижигинско-камчатской популяции и вместе с ней образует крупный кластер с сельдями Юго-Восточной Камчатки. Все они характеризуются сравнительно медленным нарастанием биомассы с возрастом и поздним наступлением кульминации биомассы. Напротив, географически близкая к тауйской сельди охотская популяция вида близка к сельди зал. Де Кастри. Обе они обнаруживают сходство с группировками сельди побережья Восточного Сахалина. По показателю удельной продукции (P/B -коэффициент) сельдь Тауйской губы уступает гижигинско-камчатской и охотской популяциям вида, что может быть исторически обусловлено ее небольшим ареалом, ограниченным с востока и запада районами распространения этих крупных по численности популяций.

PRODUCTIVITY AND BIOMASS DYNAMICS OF PACIFIC HERRING *CLUPEA PALLASII* OF TAUYSKAYA BAY IN THE POPULATION STRUCTURE OF THE SPECIES IN THE SEA OF OKHOTSK

Ravil R. Yusupov, Elena V. Kashchenko*

Senior Scientist, Institute of Biological Problems of the North FEB RAS

685000 Magadan, Portovaya, 18

Tel., fax: (4132) 63-44-63. E-mail: ryusupov_mag@mail.ru

*Researcher, Magadan Research Institute of Fishery and Oceanography

685000 Magadan, Portovaya, 36/10

Tel., fax: (4132) 607-415, 607-419. E-mail: helenk_mag@mail.ru

PACIFIC HERRING, BIOMASS DYNAMICS, PRODUCTIVITY, SEA OF OKHOTSK

Biomass dynamics and formation of somatic production of the Tauyskaya Bay herring population and the other populations of this species in the Sea of Okhotsk and adjacent waters were studied on the base of author's own materials and literature data. It was found, that depending on the features of the body weight growth rates and natural decline with ages, there can be differences between herring populations, illustrated by asymmetry of the biomass dynamics parabolic curves, characterizing different biomass growth or reduction rates. In this parameter the Tauyskaya Bay herring population is close to the Gizhiga-Kamchatka's population, and both represent large population cluster of herring on the southeast of Kamchatka. All these populations are characterized by comparatively slow increase of the biomass with ages and late culmination of the biomass. On the contrary, the Okhotsk population of the species, it being close to the Tauysk herring population in geographical sense, is more similar with the population of the De Castries Bay. Both demonstrate similarity with the population cluster of Eastern Sakhalin. On the productivity index (P/B -factor), the Tauyskaya Bay herring population is minor comparing to the Gizhiga-Kamchatkan or Okhotsk populations, what can be due to historically small area occupied, limited from the east and west by distribution of mentioned large populations.

Наряду с изучением величины и состояния запасов, актуальными становятся исследования по изучению продуктивности популяций рыб, поскольку именно на популяционном уровне проявляется такая форма отчуждения произведенного биологической системой подобного себе вещества, как элиминация особей (Методы..., 1968; За-

ика, 1983; Алимов, 1989). Такие исследования имеют не только теоретическое, но и прикладное значение, так как позволяют оценить продукционные возможности популяций. Изучению этого вопроса посвящен ряд работ по камбалам дальневосточных морей (Дулепова, Борец, 1985, 1990, 1994; Борец, 1997; Дьяков, 2002; Юсупов и др.,

2015). Такие исследования по сельдям Охотского моря до настоящего времени не проводились.

В этой связи, цель настоящей работы заключалась в выявлении особенностей динамики биомассы поколений, формирующих запас, и соматической продукции сельди Тауйской губы и ряда других локальностей морских сельдей Охотского моря и сопредельных акваторий. Выбор нами соматической продукции, как основного показателя продуктивности, обусловлен репрезентативностью данных о линейно-весовых параметрах роста тела рыб. Другие показатели продукционного процесса (генеративная продукция и др.) характеризуются значительной сезонной динамикой, что затрудняет точность определения этих величин и предопределяет необходимость при расчетах такого вида продукции вводить ряд допущений и экстраполяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой послужили результаты собственных многолетних исследований роста сельди в Тауйской губе. Сбор материала проводили в мае–июне 2002–2012 и 2016 гг. вблизи мыса Нюкля центральной части Тауйской губы и в прибрежье Амахтонского залива — ее западной части. В ходе полных биологических анализов исследовано 11 808 экз. сельди. На основании этих данных установили уравнение зависимости массы тела от длины. Линейный рост рыб оценивали с помощью уравнения Берталанфи (Кащенко, Юсупов, 2017). Затем, с учетом установленной зависимости «длина–масса» и линейного роста, рассчитывали весовой рост.

Аналогичные данные по морским сельдям весенних сборов других географических группировок вида Охотского моря взяты из литературных источников (Науменко, 2001). В качестве дополнения привлекли данные этого же автора по сельдям из смежных к Охотскому морю акваторий Авачинского залива (тихоокеанское побережье Юго-Восточной Камчатки) и зал. Де Кастри (север Татарского пролива Японского моря) (Науменко, 2001). Для обозначения географических группировок сельди использовали следующие сокращения: ТГ — сельдь Тауйской губы, ГК — гижигинско-камчатская сельдь, ОХ — охотская сельдь, АЗ — сельдь Авачинского залива, ЗД — сельдь зал. Де Кастри, НЗ — сельдь Ныйского залива, СХ — сахалино-хоккайдская сельдь.

Коэффициенты мгновенной естественной смертности рыб дифференцированно по возрастным группам рассчитывали методом Л.А. Зыкова (1986) по формуле:

$$\phi = at^k (t^k - T^k) + 1. \quad (1)$$

Динамику убыли поколений оценивали от условно принятой для всех исследуемых группировок сельди «стартовой» численности годовиков 1 млн экз.

Расчет годовой соматической продукции проведен методом П. Бойсен-Йенсена (Методы..., 1968; Заика, 1983; Алимов, 1989) по формуле:

$$P_s = \Delta B + B_e. \quad (2)$$

Она представляет собой сумму индивидуального прироста биомассы всех особей одного поколения за год, где: $\Delta B = B_2 - B_1$. Биомассу рыб, элиминированных в течение года B_e (продукцию потребления) определяли по уменьшению их численности вследствие естественной смертности за год. При этом принимали, что уменьшение численности в годовом интервале линейно, и что средняя масса элиминированных особей равна средней массе выживших (остающихся в системе) особей в возрастной группе за этот же период (Алимов, 1989). Основываясь на этом положении, за соматическую продукцию всей популяции принимали совокупный прирост массы тела рыб всех поколений за год. Удельную продукцию (P/B -коэффициент) каждого поколения определяли из соотношения годовой соматической продукции рыб в возрастной группе к их общей биомассе. Соответственно, популяционную удельную продукцию определяли как отношение совокупной продукции всех поколений к их общей биомассе.

Для визуализации полученных данных использовали кластерный анализ невзвешенным попарно-групповым методом (UPGA), входящий в пакет программы Statistica 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что нарастание биомассы популяции лишь в определенных пределах ускоряется параллельно с индивидуальным весовым ростом рыб. Очень скоро происходит перегиб кривой нарастания биомассы популяции в сторону ее непрерывного снижения (Тюрин, 1972; Никольский, 1974). В целом, динамика нарастания и убыли биомассы популяции описывается одновершинной куполообразной кривой.

Рассчитанные по уравнению (1) коэффициенты мгновенной естественной смертности и убыли рыб показали, что у самок и самцов тауйской сельди от «условной стартовой» численности 1 млн экз. до теоретически предельного возраста доживают 0,0024 и 0,0063% особей соответственно. На основе полученных данных о темпах естественной смертности и средней массе тела сельди в возрастных группах, рассчитали долю биомассы отдельных поколений в общей ихтиомассе популяции (табл. 1).

Выраженная графически траектория нарастания биомассы и ее убыли имеет общий вид куполообразной одновершинной кривой (рис. 1). Процессы убыли численности и динамики биомассы у рыб разного пола развиваются синхронно. В младших возрастных группах происходит прогрессирующее нарастание биомассы поколений. Точку максимума и равновесного состояния (когда прирост биомассы равен ее убыли) формирует поколение 4-годовалых рыб. Расчеты показали, что до 4-годовалого возраста доживают 31,7–31,9% рыб. Тем не менее их высокий темп весового роста формирует максимальные показатели биомассы. В сравнительном плане у самок нарастание биомассы происходит несколько более высокими темпами, чем у самцов. Суммарная масса 4-годовалых самок составляет в общей ихтиомассе особей пола 14,92%, против аналогичного показателя у самцов 14,61%.

С возрастом естественная убыль особей тауйской сельди начинает превышать темп их весово-

го роста, и биомасса выживших рыб (остающихся в системе) начинает все более уступать биомассе особей, убывших вследствие естественных причин. Это приводит к тому, что доля совокупной биомассы рыб в группах 14–17-годовиков снижается у самок и самцов до 0,22 и 0,33% от биомассы общего запаса.

Общеизвестно, что продуктивность системы — это ее способность производить подобное себе вещество (Заика, 1983), а продукция есть все произведенное данной биосистемой за рассматриваемое время вещество с вычетом трат на обмен, независимо от того, находится ли оно в конце исследуемого периода в системе или элиминировано.

На основании полученных значений весового роста и темпов естественной убыли рыб с возрастом, была рассчитана годовая соматическая продукция поколений самцов и самок тауйской сельди, производимая группами рыб, остающихся в системе (ΔB) и элиминированных по естественным причинам (B_e). В поколениях рыб разного возраста соотношение разных видов продукции не остается постоянным. В младших возрастных группах основную долю в общей годовой продукции занимает биомасса, произведенная рыбами, остающимися в системе. У самцов и самок тауйской сельди, переживших первый год жизни, она составляет 70,7 и 71,12%, для рыб обоего пола — 71,02%. С возрастом все большее значение в общей годовой продукции начинает занимать продукция элиминированных рыб. Составляя в первый год жизни у самцов 28,88%, у самок 29,30% (в объеди-

Таблица 1. Биомасса (B , %), соматическая продукция (ΔB , %), продукция потребления (B_e , %) и удельная продукция (P/B -коэффициент) поколений сельди Тауйской губы
Table 1. Biomass (B ,%), somatic production (ΔB ,%), consumption production (B_e ,%) and specific production (P/B -factor) of herring generations of Tauyskaya Bay

Возраст, год Age, years	Самцы / Males				Самки / Females				Оба пола / Both			
	B	ΔB	B_e	P/B	B	ΔB	B_e	P/B	B	ΔB	B_e	P/B
1	7,01	71,12	28,88	0,63	7,09	70,70	29,30	0,65	6,97	71,52	28,48	0,64
2	11,23	63,66	36,34	0,45	11,41	63,35	36,65	0,46	11,35	64,09	35,91	0,46
3	13,89	54,23	45,77	0,31	14,18	54,05	45,95	0,33	14,22	54,53	45,47	0,32
4	14,61	43,66	56,34	0,22	14,92	43,68	56,32	0,24	15,03	43,74	56,26	0,23
5	13,72	33,03	66,97	0,16	13,97	33,21	66,79	0,17	14,09	32,88	67,12	0,17
6	11,80	23,54	76,46	0,11	11,91	23,82	76,18	0,12	12,01	23,26	76,74	0,12
7	9,39	15,97	84,03	0,08	9,36	16,27	83,73	0,09	9,41	15,64	84,36	0,09
8	6,95	10,44	89,56	0,06	6,80	10,70	89,30	0,07	6,80	10,13	89,87	0,06
9	4,78	6,65	93,35	0,04	4,56	6,85	93,15	0,05	4,52	6,39	93,61	0,05
10	3,05	4,16	95,84	0,03	2,81	4,30	95,70	0,04	2,76	3,96	96,04	0,03
11	1,80	2,57	97,43	0,02	1,59	2,65	97,35	0,03	1,53	2,41	97,59	0,03
12	0,97	1,56	98,44	0,02	0,81	1,62	98,38	0,02	0,77	1,45	98,55	0,02
13	0,47	0,94	99,06	0,01	0,37	0,97	99,03	0,01	0,34	0,86	99,14	0,01
14	0,21	0,56	99,44	0,01	0,16	0,57	99,43	0,01	0,13	0,49	99,51	0,01
15	0,08	0,33	99,67	0,01	0,05	0,33	99,67	0,00	0,04	0,28	99,72	0,01
16	0,03	0,11	99,89	0,00	0,01	0,26	99,74	0,00	0,01	0,15	99,85	0,01
17	0,01	0,00	100,00	0,00	0,00	0,20	99,80	0,00	0,00	0,07	99,93	0,00
В целом In total	100	43,85	56,15	0,25	100	44,10	55,90	0,27	100	44,12	55,88	0,26

ненной выборке — 28,98%), она к концу жизненного цикла возрастает соответственно до 99,80–100%.

В целом, у самцов и самок сельди Тауйской губы совокупную величину соматической продукции, произведенную всеми поколениями за год, примерно в равных долях, составляет продукция особей, остающихся в системе и выбывших из нее вследствие естественной смертности, при небольшом превышении этой величины у вторых. Графическое представление данных таблицы 1 показало, что, независимо от полового диморфизма, проявляющего себя в весовом росте, и продуцирования соматической биомассы рыбами разного возраста и пола, кривые изменения продукции особей, остающихся в системе и выбывших из нее, пересекаются в равном соотношении. Вертикаль, проведенная из точки пересечения кривых на ось абсцисс возрастных классов, приходится у самцов и самок на 4-й год жизни — время их массового полового созревания.

В группировках сельди, населяющих другие районы Охотского моря и сопредельные акватории, также проявляется общий характер распределения биомассы по возрастным группам. В зависимости от темпов весового роста и скорости естественной убыли рыб с возрастом, между ними наблюдаются достаточно существенные различия в асимметрии параболических кривых динамики биомассы, характеризующих разную скорость нарастания биомассы и ее убыли. Из семи сравниваемых групп сельди наибольшая амплитуда таких изменений наблюдается у охотской (северо-запад Охотского моря), сахалино-хоккайдской сельди (юго-восток Сахалина) и сельди из зал. Де Кастри (северная часть Татарского пролива Японского моря). В этих популяциях, несмотря на постоянное снижение численности рыб с возрастом, высокие индивидуальные приросты массы тела сельдей этих географических локальностей в молодом возрасте в сумме обеспечивают быстрое нарастание биомассы до максимальных значений (14,8–15,9%

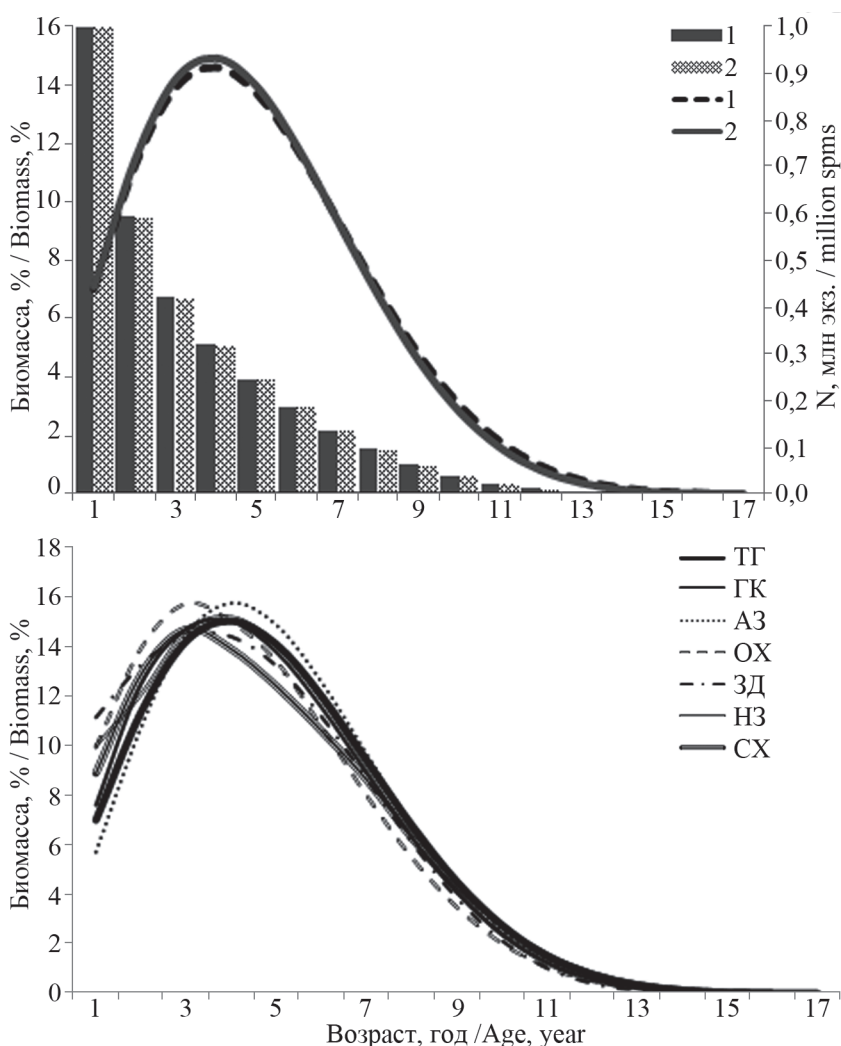


Рис. 1. Динамика биомассы самцов и самок сельди Тауйской губы (вверху) и в разных районах обитания (внизу): 1 — самцы, 2 — самки
Fig. 1. The dynamics of the biomass of herring males and females in the Taui-skaya Bay (up) and in the other places (down): 1 — males, 2 — females

Примечание / Note:
ТГ — сельдь Тауйской губы / the Taui-skaya Bay population
ГК — гижигинско-камчатская сельдь / the Gizhiga-Kamchatkan population
ОХ — охотская сельдь / the Sea of Okhotsk population
АЗ — сельдь Авачинского залива / the Avacha Bay population
ЗД — сельдь зал. Де Кастри / the De Castries Bay population
НЗ — сельдь Ныйского залива / the Nyisky Bay population
СХ — сахалино-хоккайдская сельдь / the Sakhalin-Hokkaido population

от общей биомассы), создаваемой поколениями 3-годовиков. У сельдей из Тауйской губы (центральный район североохотоморского шельфа, прилегающий к материковому побережью Охотского моря), гижигинско-камчатской популяции вида (северо-восточный район материкового побережья Охотского моря) и таковой из Авачинского (юго-восток Камчатки) и Ныйского заливов (северо-восток Сахалина) траектория нарастания биомассы более пологая, а ее кульминацию обеспечивают поколения 4-годовалых особей.

Попарно групповой сравнительный анализ показал, что по показателям доли биомассы поколений разного возраста, в комплексе характеризующих динамику ее нарастания и убыли, все исследуемые географические локальности сельди Охотского моря и прилегающих акваторий достаточно четко группируются в два кластера (рис. 2). Первый объединяет сельдей, населяющих центральную (ТГ) и восточную (ГК) части североохотоморского шельфа и Юго-Восточной Камчатки (АЗ). Второй крупный кластер объединяет популяции вида из северо-западного шельфа Охот-

ского моря (ОХ), севера Татарского пролива (ЗД) и северо-восточного побережья Сахалина (НЗ и СХ). Примечательно отметить, что охотская сельдь по сравниваемому комплексному признаку более всего сходна с таковой из зал. Де Кастри. Среди локальностей сельдей этого кластера дистанция между ними имеет минимальное значение 2,27 (табл. 2).

Сходство этих группировок освещалось в литературе и ранее. Отмечалось (Аюшин, 1947), что охотская сельдь, сельдь зал. Де Кастри и сельди северо-восточного побережья о. Сахалин имеют небольшие размеры и низкий темп роста, и причины этого надо искать в экологических условиях их ареалов.

Результаты кластерного анализа также показали, что географически близкая к охотской популяции сельди и, по мнению ряда исследователей, являющаяся частью общего ее запаса сельдь Тауйской губы отличается от первой на величину дистанции 5,03. Ранее нами были уже отмечены различия между ними по линейному росту и срокам прохождения отдельных этапов и стадий эм-

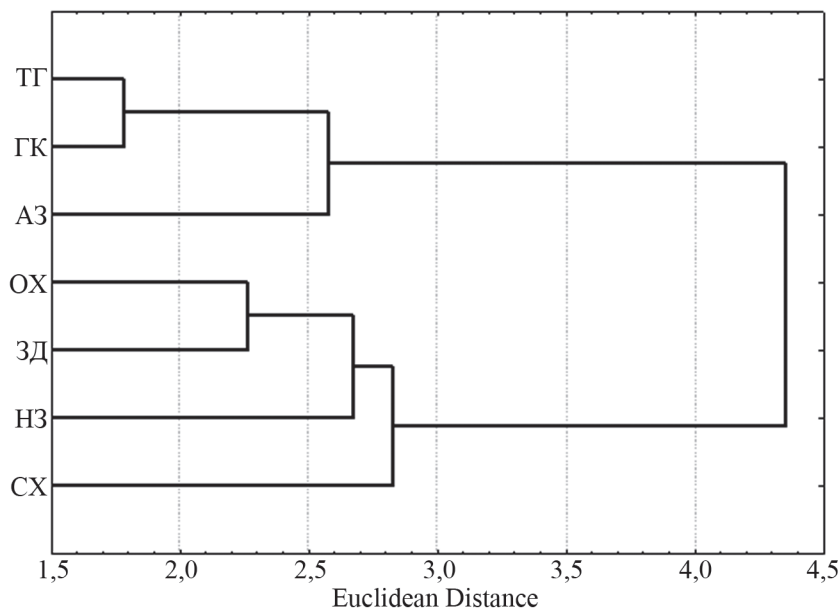


Рис. 2. Дендрограмма сходства географических группировок тихоокеанской сельди по динамике биомассы
Fig. 2. Dendrogram of similarity of geographical clusters of Pacific herring on the dynamics of biomass

ТГ — сельдь Тауйской губы / the Tauyskaya Bay population
ГК — гижигинско-камчатская сельдь / the Gizhiga-Kamchatkan population
ОХ — охотская сельдь / the Sea of Okhotsk population
АЗ — сельдь Авачинского залива / the Avacha Bay population
ЗД — сельдь зал. Де Кастри / the De Castries Bay population
НЗ — сельдь Ныйского залива / the Nyisky Bay population
СХ — сахалино-хоккайдская сельдь / the Sakhalin-Hokkaido population

Таблица 2. Матрица Евклидовых дистанций по динамике биомассы между различными географическими локальностями тихоокеанской сельди
Table 2. Matrix of Euclidean distances for the biomass dynamics for different geographical locations of Pacific herring

	ТГ	ГК	АЗ	ОХ	ЗД	НЗ	СХ
ТГ	0,00000	1,78310	5,02547	1,92047	5,00297	3,22234	3,64304
ГК	1,78310	0,00000	3,36918	3,23370	3,79051	2,50955	2,48886
АЗ	5,02547	3,36918	0,00000	6,43459	2,26608	3,05932	2,80501
ОХ	1,92047	3,23370	6,43459	0,00000	6,67275	4,69837	5,44388
ЗД	5,00297	3,79051	2,26608	6,67275	0,00000	2,28588	2,72519
НЗ	3,22234	2,50955	3,05932	4,69837	2,28588	0,00000	2,95365
СХ	3,64304	2,48886	2,80501	5,44388	2,72519	2,95365	0,00000

брионального и раннего постэмбрионального развития (Юсупов, Кащенко, 2012; Кащенко, Юсупов, 2017).

По характеру динамики биомассы тауйская сельдь более всего сходна с гижигинско-камчатской и авачинской, вместе с которыми формирует отдельный кластер.

Сходство весенних скоплений сельди в При-тауйском районе с гижигинско-камчатской сельдью отмечалось в работе К.М. Горбатенко с соавторами (2010, 2013). Результаты проведенных ими исследований содержания изотопов углерода ^{13}C и азота ^{15}N в мышечной массе рыб, отловленных на разных участках североохотоморского шельфа, выявили существенное различие между выборками гижигинско-камчатской и охотской сельди. Вместе с тем установлено, что группировка сельди Притауйского района, представляющая собой, по мнению ряда авторов (Горбатенко и др., 2010; 2013; Gorbatenko et al., 2013), смешанную группу гижигинско-камчатского и охотского стада сельдей, по изотопному составу углерода оказалась статистически близкой к гижигинско-камчатской сельди, а по изотопному составу азота практически идентична ей.

Рассматривая вопрос внутривидовой организации сельди в северной части Охотского моря, необходимо отметить работу И.Г. Рыбниковой (1985). Автором обобщены данные о генетической внутривидовой структуре сельдей Охотского моря, полученные методами биохимической генетики. Электрофоретический анализ белковых систем (эстеразы II мышц, фосфоглюкомутаза мышц и эстеразы I печени) показал, что гижигинская (в современной транскрипции «гижигинско-камчатская»), тауйская и охотская группировки сельди на статистически высоком уровне значимости ($P < 0,01$) проявляют себя как хорошие популяции. В то же время сравнение по трем генетически обусловленным биохимическим признакам показало отсутствие статистически значимых различий между сельдями, обитающими в северо-западной части Охотского моря (охотская сельдь), на севере Татарского пролива (декастринская сельдь) и северо-восточного побережья Сахалина (сельдь Ныйского залива). По мнению автора, такое сходство может быть связано с общностью их происхождения, обмена генами, или же популяции сельди имеют параллельную изменчивость и сходную адаптацию к идентичным условиям среды.

Учитывая схожесть результатов наших исследований с литературными данными популяционной структуры сельдей Охотского моря (Рыбникова, 1985; Лапинский и др., 2008), выводы об общности происхождения могут быть справедливы, в первом приближении, и для общей группы сельдей, обитающих у побережья центральной (ТГ) и восточной (ГК) части североохотоморского шельфа и юго-восточного побережья Камчатки (АЗ).

Как известно (Методы., 1968; Алимов, 1989; Дулепова, Борец, 1994; Дьяков, 2002), одним из наиболее универсальных показателей сравнительной продуктивности видов является величина удельной продукции (P/B -коэффициент). Этот показатель характеризует скорость продуцирования вещества биосистемой, удачно охарактеризованный Ю.П. Дьяковым (2002) как «коэффициент полезного действия системы». Ранее указывалось (Заика, 1983), что связь удельной продукции с возрастом выражена обратной зависимостью, которую можно смоделировать гиперболической функцией.

Проведенные Ю.П. Дьяковым (2002) исследования индивидуальной продукции семи видов западнокамчатских камбал показали, что у большинства из исследованных видов эта связь также может быть описана гиперболической функцией, и подтвердили общий характер установленной В.Е. Заикой (1983) закономерности. Сходная динамика удельной продукции с возрастом проявляется у камбаловых рыб и на популяционном (системном) уровне (Юсупов и др., 2015).

Расчеты удельной продукции исследуемых популяций тихоокеанской сельди выявили сходную динамику этого показателя с возрастом. Как и у камбаловых рыб, во всех популяциях сельди наибольшей продуктивностью обладают младшие поколения. Составляя у остающихся в системе годовиков 0,56–0,71, этот показатель стремительно снижается по гиперболической траектории до 0,001–0,005 в поколениях теоретически предельного возраста (рис. 3).

По общему (популяционному) показателю удельной продукции рыб, остающихся в системе, наименьшей скоростью продуцирования вещества характеризуется сахалино-хоккайдская сельдь (0,22), а наивысшей — авачинская сельдь (0,31). В этом плане сельдь Тауйской губы занимает среднее место. Тем не менее необходимо отметить, что ее показатель 0,25 уступает гижигинско-кам-

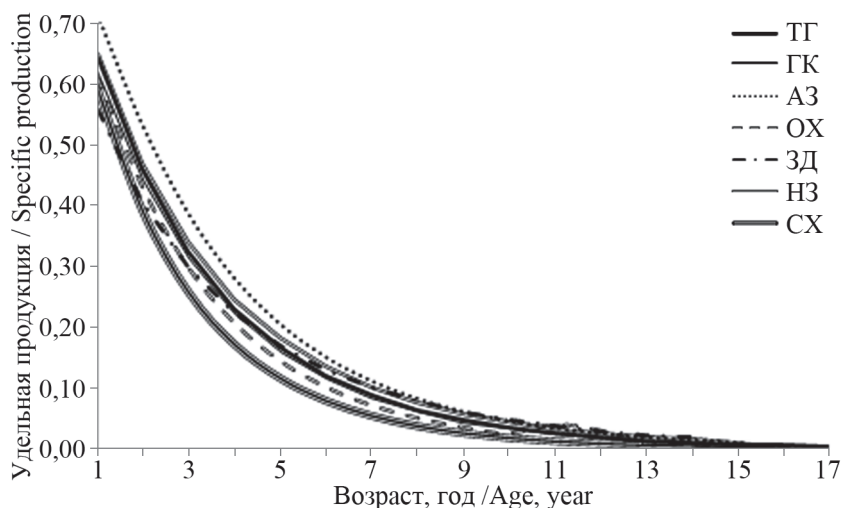


Рис. 3. Изменение годовой удельной продукции с возрастом у тихоокеанской сельди разных районов обитания Fig. 3. The dynamics of the annual age-specific production of Pacific herring in different populations

ТГ — сельдь Тауйской губы / the Tauyskaya Bay population
 ГК — гижигинско-камчатская сельдь / the Gizhiga-Kamchatkan population
 ОХ — охотская сельдь / the Sea of Okhotsk population
 АЗ — сельдь Авачинского залива / the Avacha Bay population
 ЗД — сельдь зал. Де Кастри / the De Castries Bay population
 НЗ — сельдь Ныйского залива / the Nyisky Bay population
 СХ — сахалино-хоккайдская сельдь / the Sakhalin-Hokkaido population

чатской и охотской популяциям вида, имеющим его 0,26. Такая подчиненность может быть исторически обусловлена ее небольшим ареалом, ограниченным с востока и запада районами распространения этих более крупных по численности популяций сельди.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные расчеты показали, что процессы убыли численности и динамики биомассы у рыб разного пола сельди Тауйской губы развиваются синхронно. В младших возрастных группах происходит прогрессирующее нарастание биомассы поколений. Кульминацию биомассы формируют поколения 4-годовалых рыб. До этого возраста доживают около 1/3 начальной численности поколения. Тем не менее их высокий темп весового роста обуславливает максимальные показатели биомассы. В сравнительном плане у самок нарастание биомассы происходит несколько более высокими темпами, чем у самцов.

В поколениях рыб разного возраста соотношение разных видов продукции не остается постоянным. В младших возрастных группах основную долю в общей годовой продукции составляет биомасса, произведенная рыбами, остающимися в системе. С возрастом все большее значение в общей годовой продукции начинает занимать продукция элиминированных рыб.

В зависимости от темпов весового роста и скорости естественной убыли рыб с возрастом, между популяциями тихоокеанской сельди наблюдаются достаточно существенные различия в асимметрии параболических кривых динамики биомассы, характеризующих разную скорость нарастания биомассы и ее убыли.

Попарно групповой сравнительный анализ показал, что по этому признаку исследуемые географические локальности сельди достаточно четко дифференцируются в два кластера. Первый объединяет сельдей, обитающих вдоль побережья центральной и восточной части североохотоморского шельфа и Юго-Восточной Камчатки. Во второй крупный кластер входят популяции сельдей из северо-западного шельфа Охотского моря, севера Татарского пролива и северо-восточного и восточного побережья Сахалина. На основании литературных данных о популяционно-генетической структуре сельдей Охотского моря и результатов собственных исследований, можно полагать, что выявленная структурированность популяций сельдей может быть связана с общностью их происхождения, обмена генами, или же популяции сельди имеют параллельную изменчивость и сходную адаптацию к идентичным условиям среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 1989. Введение в продукционную биологию. Монография. Л.: Гидрометеиздат. 152 с.
 Аюшин Б.Н. 1947. Весенняя сельдь северо-западной части Охотского моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 25. С. 3–33.
 Борец Л.А. 1997. Донные ихтиоцены российского шельфа дальневосточных морей: состав, структура, элементы функционирования и промысловое значение. Монография. Владивосток: ТИНРО-Центр. 217 с.
 Горбатенко К.М., Мельников И.В., Лажнецов А.Е., Павловский А.М. 2010. Распределение, питание и некоторые физиологические показатели тихооке-

- анской сельди гижигинского и охотского стад северной части Охотского моря в весенний период // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 162. С. 77–91.
- Горбатенко К.М., Мельников И.В., Кияшко С.И., Лажентцев А.Е., Асеева Н.Л. 2013. Стадоспецифичность и трофический статус сельди в пелагиали северной части Охотского моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 172. С. 237–252.
- Дулепова Е.П., Борец Л.А. 1985. Трофические связи и продукция бентофагов на западнокамчатском шельфе // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 110. С. 13–19.
- Дулепова Е.П., Борец Л.А. 1990. Состав, трофическая структура и продуктивность донных сообществ на шельфе Охотского моря // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 111. С. 39–48.
- Дулепова Е.П., Борец Л.А. 1994. Продуктивность и трофические связи донных сообществ западнокамчатского шельфа // Биология моря. Т. 20. № 45. С. 359–364.
- Дьяков Ю.П. 2002. Индивидуальная продукция массовых видов западнокамчатских камбал сем. Pleuronectidae // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 6. С. 100–115.
- Заика В.Е. 1983. Сравнительная продуктивность гидробионтов: монография. Киев: Наукова Думка. 208 с.
- Зыков Л.А. 1986. Метод оценки коэффициентов естественной смертности дифференцированных по возрасту рыб // Сб. науч. тр. ГОСНИОРХ. Вып. 243. С. 14–21.
- Кащенко Е.В., Юсупов Р.Р. 2017. Возраст и рост тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Тауйской губы (северная часть Охотского моря / Матер. XVIII Междунар. науч. конф. «Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей» (Петропавловск-Камчатский, 14–15 ноября 2017 г.). Петропавловск-Камчатский: Кф ТИГ ДВО РАН, КамчатНИРО. С. 432–436.
- Латинский А.Г., Смирнов А.А., Горбачев В.В., Соловечук Л.Л. 2008. Генетическая дифференциация североохотоморской группировки тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Valenciennes, 1847 (Clupeidae; Clupeiformes), по данным RAPD // Вопр. рыболовства. Т. 9. № 1 (33). С. 128–137.
- Методы определения продукции водных животных. 1968. Под ред. Г.Г. Винберга. Минск. 239 с.
- Науменко Н.И. 2001. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Монография. Петропавловск-Камчатский: Камч. печатный двор. 334 с.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть. 448 с.
- Рыбникова И.Г. 1985. Популяционно-генетическая структура сельдей Охотского моря / Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток. С. 57–63.
- Тюрин П.В. 1972. «Нормальные» кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как основа регулирования рыболовства // Изв. ГОСНИОРХ. Т. 71. С. 71–127.
- Юсупов Р.Р., Кащенко Е.В. 2012. Размножение и развитие тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Тауйской губы (северная часть Охотского моря) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 27. С. 56–68.
- Юсупов Р.Р., Семенов Ю.К., Шилин Ю.А. 2015. Рост и продукция камбаловых рыб (Pleuronectidae) северной части Охотского моря // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана: Сб. науч. тр. КамчатНИРО. Вып. 36. С. 14–24.
- Gorbatenko K.M., Melnikov I.V., Kiyashko S.I., Lazhentsev A.E., Aseeva N.L. 2013. The Population Characteristics and Trophic Status of Herring in the Pelagic Layer of the Northern Okhotsk Sea // Rus. J. of Marine Biology, 2013. Vol. 39. № 7, pp. 474–485.

REFERENCES

- Alimov A.F. *Vvedenie v produktsionnyu biologiyu* [Introduction to the Production of Hydrobiology]. Leningrad: Hydrometeoizdat, 1989, 152 p.
- Ayushin B.N. *Vesennaya sel'd' severo-zapadnoy chasti Okhotskogo morya* Spring herring in the north-western part of the Sea of Okhotsk. *Izvestiya TINRO*, 1947, vol. 25, pp. 3–33. (In Russian)
- Borets L.A. *Donnye ikhtiotseny rossiyskogo shel'fa dal'nevostochnykh morey: sostav, struktura, elementy funktsionirovaniya i promyslovoe znachenie* [Bottom ichthyocenes of the Russian Far East seas shelf: composition, structure, functioning elements and commercial importance]. Vladivostok: TINRO-Centr, 1997, 217 p.
- Gorbatenko K.M., Melnikov I.V., Lazhentsev A.E., Pavlovsky A.M. Distribution, feeding and some biochemical parameters of pacific herring from the Northern Okhotsk Sea at certain stages of its ontogenesis. *Izvestiya TINRO*, 2010, vol. 162, pp. 77–91. (In Russian)

- Gorbatenko K.M., Melnikov I.V., Kiyashko S.I., Lazhentsev A.E., Aseeva N.L. 2013. Population specificity and trophic status of herring in the pelagic layer of the Northern Okhotsk Sea. *Izvestiya TINRO*, 2013, vol. 172, pp. 237–252. (In Russian)
- Dulepova E.P., Borets L.A. Trophiclinks and current production of benthophages on the Western Kamchatka Shelf. *Izvestiya TINRO*, 1985, vol. 110, pp. 13–19. (In Russian)
- Dulepova E.P., Borets L.A. Composition, trophic structure and productivity of the demersal communities in the Okhotsk Sea. *Izvestiya TINRO*, 1990, vol. 111, pp. 39–48. (In Russian)
- Dulepova E.P., Borets L.A. Productivity and relation between elements of demersal communities on the West Kamchatka shelf. *Marine Biology*, 1994, vol. 20, No. 5, pp. 359–364. (In Russian)
- Diakov Y.P. Individual production of the mass species of West Kamchatkan flounders. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2002, vol. 6, pp. 100–115. (In Russian)
- Zaika V.E. *Sravnitel'naya produktivnost' gidrobiontov* [Comparative productivity of hydrobionts]. Kyiv: Naukova Dumka, 1983, 208 p.
- Zykov L.A. Method of assessment of natural mortality coefficients differentiated depending the age of fish. *Collection of scientific papers of GOSNIORKh*, 1986, vol. 243, pp. 14–21. (In Russian)
- Kashchenko E.V., Yusupov R.R. Age and growth of pacific herring *Clupea pallasii* of the Tauiskaya Bay (northern part of the Sea of Okhotsk). "Sokhranenie bioraznoobraziya Kamchatki i prilegayushchikh morey". *Materialy XVIII Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii* [Conservation of biodiversity of Kamchatka and coastal waters: Materials of the XVIII international scientific conference]. Petropavlovsk-Kamchatskiy, 2017, pp. 432–436. (In Russian)
- Lapinski A.G., Smirnov A.A., Gorbachev V.V., Solovenchuk L.L. Genetic differentiation of Northern Okhotsk Sea grouping of Pacific herring *Clupea pallasii* Valenciennes, 1847 (Clupeidae; Clupeiformes) as assessed by RAPD markers. *Problems of Fisheries*, 2008, vol. 9, No. 1 (33), pp. 128–137.
- Vinberg G.G. (Ed.). *Metody opredeleniya produktsii vodnykh zhivotnykh* [The method of estimation of values of production in aquatic animals.]. Minsk, 1968, 239 p.
- Naumenko N.I. *Biologiya i promysel morskikh sel'dey Dal'nego Vostoka* [Biology and fisheries on marine herring of the Far-Eastern Seas]. Petropavlovsk-Kamchatskiy: Kamchatskiy Pechatnyi Dvor, 2001, 330 p.
- Nikolsky G.V. *Teoriya dinamiki stada ryb* [Theory of fish stock dynamics]. Moscow: Pishchevaya promyshlennost', 1974, 448 p.
- Rybnikova I.G. Population genetic structure of herring of the Sea of Okhotsk. *Sel'devye severnoy chasti Tikhogo okeana* [Herring (Clupeidae) of the Northern Part of the Pacific Ocean]. Vladivostok, 1985, pp. 57–63. (In Russian)
- Tyurin P.V. Normal curves of survival and rates of fish natural mortality as a theoretical base of fisheries regulations. *Izvestia GOSNIORKh*, 1972, vol. 71, pp. 71–127. (In Russian)
- Yusupov R.R., Kashchenko E.V. Reproduction and development of pacific herring *Clupea pallasii* in Tauskaya Bay, the Northern Okhotsk Sea. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2012, vol. 27, pp. 56–68. (In Russian with English abstract)
- Yusupov R.R., Semenov Yu.K., Shilin Yu.A. Growth and production of common species of flatfishes (Pleuronectidae) of the Northern part of the Sea of Okhotsk. *The researchers of the aquatic biological resources of Kamchatka and of the north-west part of the Pacific Ocean*, 2015, vol. 36, pp. 14–24. (In Russian with English abstract). doi: 10.15853/2072-8212.2015.36.14-24
- Gorbatenko K.M., Melnikov I.V., Kiyashko S.I., Lazhentsev A.E., Aseeva N.L. 2013. The Population Characteristics and Trophic Status of Herring in the Pelagic Layer of the Northern Okhotsk Sea. *Russian Journal of Marine Biology*, 2013, vol. 39, No. 7, pp. 474–485.