

УДК 597.541–113.4(265.5)

**В.А. Дударев, А.И. Галеев***Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г.Владивосток, пер. Шевченко, 4**МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА РАЗМЕРНОГО,
ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА И ХАРАКТЕРИСТИК РОСТА
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ САРДИНЫ *SARDINOPS MELANOSTICTUS*
В ПЕРИОДЫ ВЫСОКОЙ ЧИСЛЕННОСТИ
В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА**

Рассматривается межгодовая динамика размерного состава, возрастной структуры, особенностей роста дальневосточной сардины *Sardinops melanostictus* в условиях увеличения общей численности и массовых миграций в ИЭЗ России, тихоокеанские воды Курильских островов, в Японское море в современный период высокой численности и в предшествующем столетии. Показано, что до начала катастрофического сокращения численности сардины в 1990-е гг. при ее максимальной плотности в границах ареала с заблаговременностью в несколько лет главенствующую роль в воспроизводстве популяций сардины приобрели более мелкие тугорослые особи, обладающие сравнительно медленным темпом роста, более низким репродуктивным потенциалом, популяционной плодовитостью и скоростью размножения. В современный период увеличения численности размерный ряд сардины различных поколений характеризуется наличием двух модальных классов. Предполагается, что в структуре суперпопуляции дальневосточной сардины, как это наблюдалось в предыдущий период высокой численности, в частности в Японском море, существует два морфотипа, различающихся по экстерьеру и биологическим характеристикам, которые на различных этапах демографического цикла определяют уровень общей численности сардины в СЗТО, в том числе и на долгосрочную перспективу.

Ключевые слова: ихтиоцен, динамика численности, темп роста, дальневосточная сардина *Sardinops melanostictus*, размерный состав, возрастной состав, морфотип.

DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-561-576.

Dudarev V.A., Galeev A.I. Interannual dynamics of size, age composition and parameters of growth for japanese sardine *Sardinops melanostictus* in periods of its high abundance in the North-West Pacific // Izv. TINRO. — 2021. — Vol. 201, Iss. 3. — P. 561–576.

Interannual dynamics of size composition, age structure, and growth parameters are considered for japanese sardine *Sardinops melanostictus* in context of its recent and previous blooms and mass migrations to the Pacific waters at Kuril Islands and to the northern Japan Sea. Before the post-bloom catastrophic decline in the 1990s, in conditions of the highest

* Дударев Виталий Анатольевич, кандидат биологических наук, заведующий сектором, e-mail: vitaliy.dudarev@tinro-center.ru; Галеев Александр Игоревич, ведущий специалист, e-mail: aleksandr.galeev@tinro-center.ru.

Dudarev Vitaliy A., Ph.D., head of section, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: vitaliy.dudarev@tinro-center.ru; Galeev Aleksandr I., leading specialist, Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia, e-mail: aleksandr.galeev@tinro-center.ru.

density of the sardine population, small-sized fish with relatively slow growth rate became dominant, distinguished by lowered reproductive potential because of low population fecundity and reproduction rate. In the new, modern bloom of sardine population, two modal groups are observed in the year-classes size composition, in particular in the Japan Sea, with different exterior and biological parameters. There is assumed that they correspond with two morphological types, which alter each other at different stages of the demographic cycle, that determines total abundance of sardine population in the North-West Pacific and its long-term dynamics.

Key words: ichthyocenosis, population dynamics, growth rate, japanese sardine *Sardinops melanostictus*, size composition, age composition, morphological type.

Введение

Дальневосточная сардина *Sardinops melanostictus* (сардина иваси) — массовый представитель субтропического комплекса северо-западной части Тихого океана, ареал которого расположен в низкорореальной и субтропической подзонах Северного полушария. Гидрологические условия сопредельных климатических зон формируют сложную изменчивую среду обитания сардины в пределах нагульной части ареала и определяют характер и особенности ее нагульных миграций, распределение в Японском, Охотском, Беринговом морях и прикурильских тихоокеанских водах. Как ценный в промысловом отношении представитель пелагического промыслового комплекса, жизненный цикл которого теснейшим образом связан с системой течений Куроисио и продуктивной зоной Субарктического фронта, дальневосточная сардина характеризуется значительными колебаниями численности. Являясь важным объектом рыболовства для стран Азиатско-Тихоокеанского региона и на Дальневосточном рыбохозяйственном бассейне России [Дударев, 1985], в 20–30, 50–80-е гг. прошлого века и в текущий период с 2014 г. по настоящее время сардина иваси обеспечивала суммарный вылов всеми странами от 1 до 6 млн т. Рост численности сардины и ее экспансия в тихоокеанские воды России в 2014–2020 гг. не только обусловили значительные структурные изменения пелагического ихтиоценоза [Иванов, Хоружий, 2019], но и обеспечили устойчивое развитие промысла, позволили довести добычу в 2020 г. в исключительной экономической зоне России в тихоокеанских прикурильских водах до 320 тыс. т.

Периоды высокой и низкой численности сардины в СЗТО в прошедшем и текущем столетии имеют разные временные рамки, при этом с увеличением запасов вид всегда подвергался интенсивному промыслу. Очередной рост численности, как правило, начинался «неожиданно» и сопровождался первоначально незначительным увеличением воспроизводства на нерестилищах в водах Японии. Дальнейший рост общей численности сардины обеспечивали смежные поколения, в основном различающиеся по урожайности, ростовым характеристикам особей в них и, как следствие, изменчивой размерно-возрастной структурой тихоокеанских и япономорских популяций. Например, исследования роста и популяционной структуры сардины в Японском море в 1970–1980-е гг. позволили выделить два морфотипа — «тугорослых» и «быстрорастущих» — особей из различных районов размножения. Было установлено, что при достижении максимальной численности (плотности) в границах ареала популяции сардины начинали воспроизводить потомство с низким темпом роста и более поздним половым созреванием особей в поколениях. В результате, во-первых, в районах нагула происходило замещение быстрорастущей крупной сардины мелкой тугорослой, во-вторых, снижался общий репродуктивный потенциал популяций. Такая реакция популяций дальневосточной сардины на фактор плотности сопровождалась катастрофическим сокращением общей численности [Дударев, 1990] и дальнейшей многолетней депрессией.

Поиск зависимостей, определяющих динамику численности сардины иваси, в основном сводился к анализу влияния космогенных факторов или аномальных условий среды на выживаемость икры и молоди сардины [Новиков, Кеня, 1981; Зуенко, 2011; Булатов и др., 2016]. При этом недостаточно внимания уделялось анализу изменчивости

показателей, характеризующих биологическое состояние и степень разнокачественности особей пополнения репродуктивной части ее популяций, и в первую очередь темпу роста.

Цель настоящей работы — охарактеризовать размерно-возрастной состав, линейный рост различных поколений дальневосточной сардины 2014–2020 гг. в современных условиях высокой численности, а также определить временные рамки сохранения на высоком уровне общей биомассы сардины в СЗТО.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили данные о размерном и возрастном составе сардины в тихоокеанских прикурильских водах России, полученные при проведении траловых съемок в 2014–2019 гг. в нагульный период дальневосточной сардины из уловов в верхней эпипелагиали (0–50 м). Траления выполнялись на однотипных судах проекта СТМ 833 НИС «ТИНРО», «Профессор Кагановский» и «Профессор Леванидов» разноглубинными тралами 80/376 и 80/396 м с мелкоячейной вставкой в кутце. Сбор и обработку данных проводили по стандартным ихтиологическим методикам [Правдин, 1966]. Камеральную обработку материалов осуществляли на компьютере с использованием пакетов программы MS Excel. Размерный состав пересчитывали на общий промысловый вылов по месяцам в конкретном году.

Возраст рыб определяли с использованием бинокля МБС-10, видеокамеры TOUP CAM и персонального компьютера с соответствующим программным обеспечением. В качестве регистрирующей структуры использовали чешую сардины. Был определен возраст у 322 экз. сардины в летний период 2016 г. Методом обратных расчислений у особей разных поколений были определены линейные размеры в более раннем возрасте и рассчитан темп роста по годам роста сардины в поколениях.

Необходимо отметить, что у особей дальневосточной сардины из траловых уловов крайне затруднен сбор чешуи для определения возраста согласно методическим указаниям [Правдин, 1966] по причине почти полного отсутствия последней после часового (продолжительность траления 1 час) пребывания в траловом мешке. Поэтому значителен отход чешуи при приготовлении препаратов для определения возраста. По этой причине выбран 2016 г. сбора данных, когда был собран максимальный объем данных. Материалы по размерному и возрастному составу за предшествующие периоды высокой численности дальневосточной сардины взяты из годового отчета лаборатории Куросио ТИНРО за 1997 г., а также из данных японских специалистов, полученных на симпозиумах по линии научно-технического сотрудничества (НТС) с Японией.

Результаты и их обсуждение

Размерный состав и рост. Генерализованное частотное распределение сардины по длине в северо-западной части Тихого океана по данным НТС Япония-Россия в 2013 г.* характеризуется наличием в структуре размерного ряда в пределах ареала двух размерных групп. В промысловых и научно-исследовательских уловах в современный период роста численности размерный состав сардины иваси достаточно разнообразен и включает в себя как половозрелую (более 16 см) сардину, так и ее молодь (10–16 см). В Южно-Курильском районе в 2014–2019 гг. в начальный период северных миграций в *июне* весь размерный

* Nakagami M., Suyama S., Naya M. and Kawabata A. Distribution and abundance of Pacific saury and other pelagic fishes in the western and central North Pacific Ocean in June and July 2013 // Japan-Russia symposium on ecology of fishes and squid. Yokohama, 2013.

ряд от 16 до 26 см был представлен только половозрелыми особями (рис. 1), но он неидентичен в разные годы.

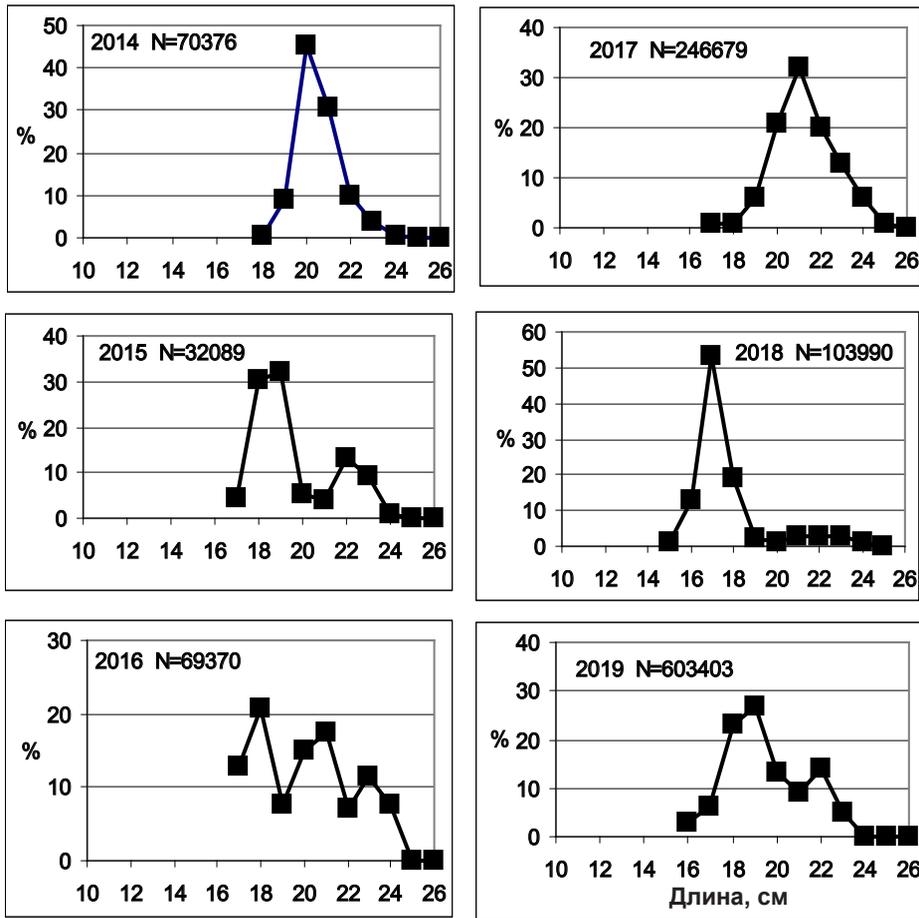


Рис. 1. Размерный состав (см) сардины иваси из траловых уловов НИС в Южно-Курильском районе в июне 2014–2019 гг.: N — здесь и далее в пересчете на общий вылов

Fig. 1. Size composition (cm) of japanese sardine from trawl catches of research vessels in the South Kuril region in June 2014–2019. Hereinafter: N is the number recalculated for total catch

В июле 2014 и 2016 гг. размерный ряд составляли также особи длиной менее 16 см — пополнение общего промыслового запаса в последующие годы. В июле 2015 г. основу размерного ряда сардины, как и в июне, слагали крупные особи при почти полном отсутствии неполовозрелых (длиной менее 16 см) (рис. 2). В августе 2016 г. размерный ряд был почти идентичен июльскому в 2015, в то время как в 2015, 2017 и 2018 гг. состоял из особей размером 12–24 см и имел сложную многовершинную структуру (рис. 3).

Особенностью размерного состава сардины в уловах НИС в *сентябре* 2016 г. также было отсутствие рыб длиной менее 16 см, но в 2014 и 2017 гг. отмечалось наличие значительной доли мелкой сардины (рис. 4).

Интересен факт присутствия сардины в траловых уловах в эпипелагиали на юге Берингова моря в *октябре* 2017 г. и в открытых водах Тихого океана в зоне Субарктического фронта в *январе* 2019 г. (рис. 5).

Экспансия сардины в массовых количествах, в основном неполовозрелой, до северной и восточной (175° в.д.) границ ареала, вероятно, свидетельствует о том, что ее численность в СЗТО в настоящее время достаточно велика и сопоставима со вспышкой численности в 1970–1980-е гг.

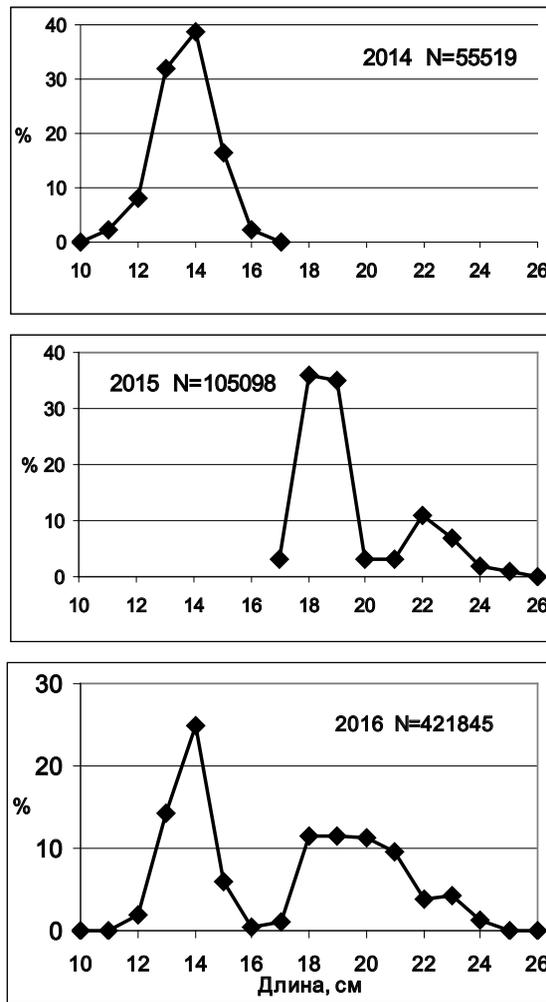


Рис. 2. Размерный состав (см) сардины иваси из траловых уловов НИС в Южно-Курильском районе в июле 2014–2016 гг.

Fig. 2. Size composition (cm) of japanese sardine from trawl catches of research vessels in the South Kuril region in July 2014–2016

Таким образом, *внутрисезонная* (июнь-октябрь) динамика размерного состава дальневосточной сардины в различные годы имеет некоторые особенности. В июне в ИЭЗ России в Южно-Курильский район во все годы исследований в массовых количествах мигрирует только крупная, более 16 см, половозрелая посленерестовая сардина из ИЭЗ Японии. В последующие месяцы в размерном ряду во все годы увеличивается доля особей длиной менее 16 см за исключением 2016 г., когда в течение всего периода наблюдений в траловых уловах НИС преобладала крупная сардина длиной более 16 см.

Из изложенного выше видно, что миграции сардины в наши воды происходят в два этапа: первый — в начале лета, в июне, когда наблюдаются подходы крупной посленерестовой сардины, а границу ее распределения с севера ограничивают изотерма 10 °С и фронтальная зона, и второй — в июле-сентябре, когда в прикурильские тихоокеанские воды по мере прогрева поверхности океана до 13 °С и выше мигрирует более мелкая сардина (потенциальное пополнение нерестового запаса). Вероятно, что сроки подходов сардины разного размера в ИЭЗ России связаны с различными сроками созревания особей до наступления половой зрелости или сроками нереста ее особей разных тихоокеанских субпопуляций.

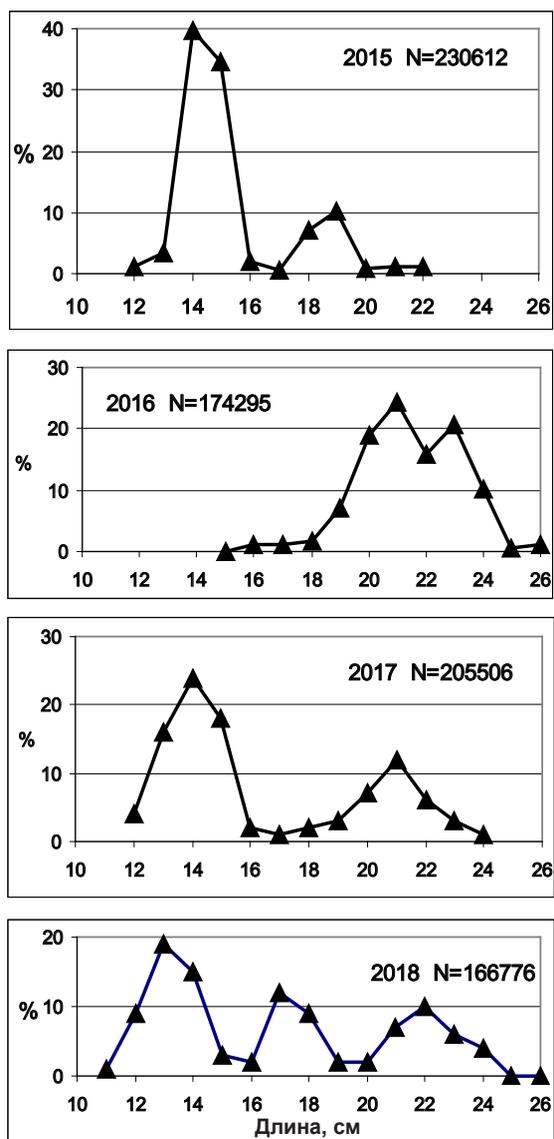


Рис. 3. Размерный состав (см) сардины иваси из траловых уловов НИС в Южно-Курильском районе в августе 2015–2018 гг.

Fig. 3. Size composition (cm) of japanese sardine from trawl catches of research vessels in the South Kuril region in August 2015–2018

Суммарные графики частотного распределения особей сардины по длине из траловых уловов в Южно-Курильском районе в различные годы исследований характеризуются наличием двух, а в 2015 г. трех модальных групп, которые в левой части размерного ряда (особи длиной менее 16 см) можно рассматривать как пополнение нерестового запаса в текущем или последующем годах (рис. 6). В 2018, 2019 гг. двухвершинный характер распределения сардины по длине менее обозначен. В левой части размерного ряда модальный класс мелкой сардины не выражен, но в целом достаточно значительная ежегодная доля неполовозрелых рыб (до 10–15 %) в траловых уловах может свидетельствовать о том, что в последние как минимум два года тихоокеанские популяции сардины продуцировали череду смежных относительно урожайных поколений.

Рис. 4. Размерный состав (см) сардины иваси из траловых уловов НИС в Южно-Курильском районе в сентябре 2014, 2016 и 2017 гг.

Fig. 4. Size composition (cm) of japanese sardine from trawl catches of research vessels in the South Kuril region in September 2014, 2016, 2017

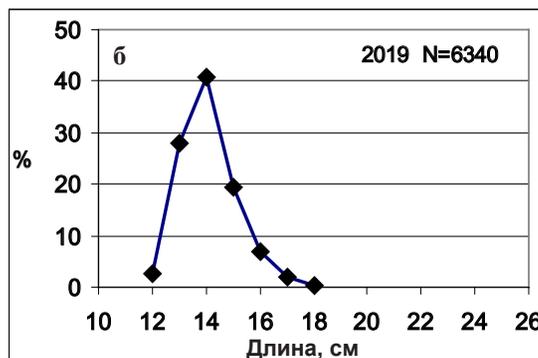
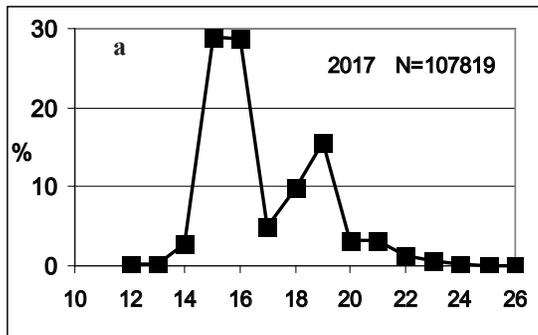
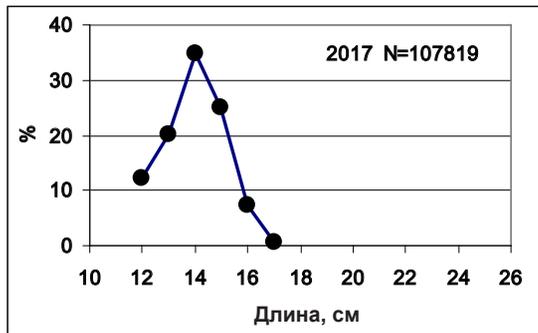
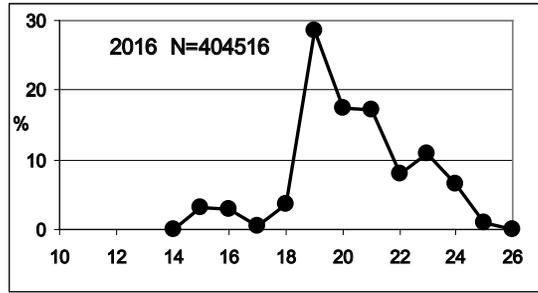
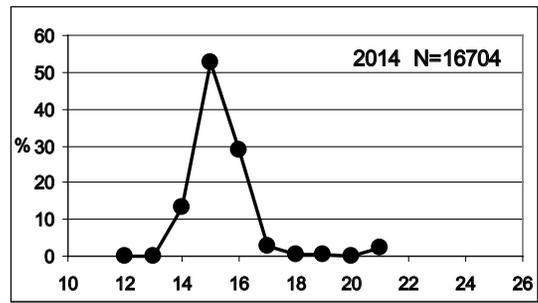


Рис. 5. Размерный состав (см) сардины иваси из траловых уловов НИС в южной части Берингова моря в октябре 2017 г. (а) и в открытых водах Тихого океана в январе 2019 г. (б)

Fig. 5. Size composition (cm) of japanese sardine from trawl catches of research vessels in the southern Bering Sea in October 2017 (a) and in the open waters of the North-West Pacific in January 2019 (б)

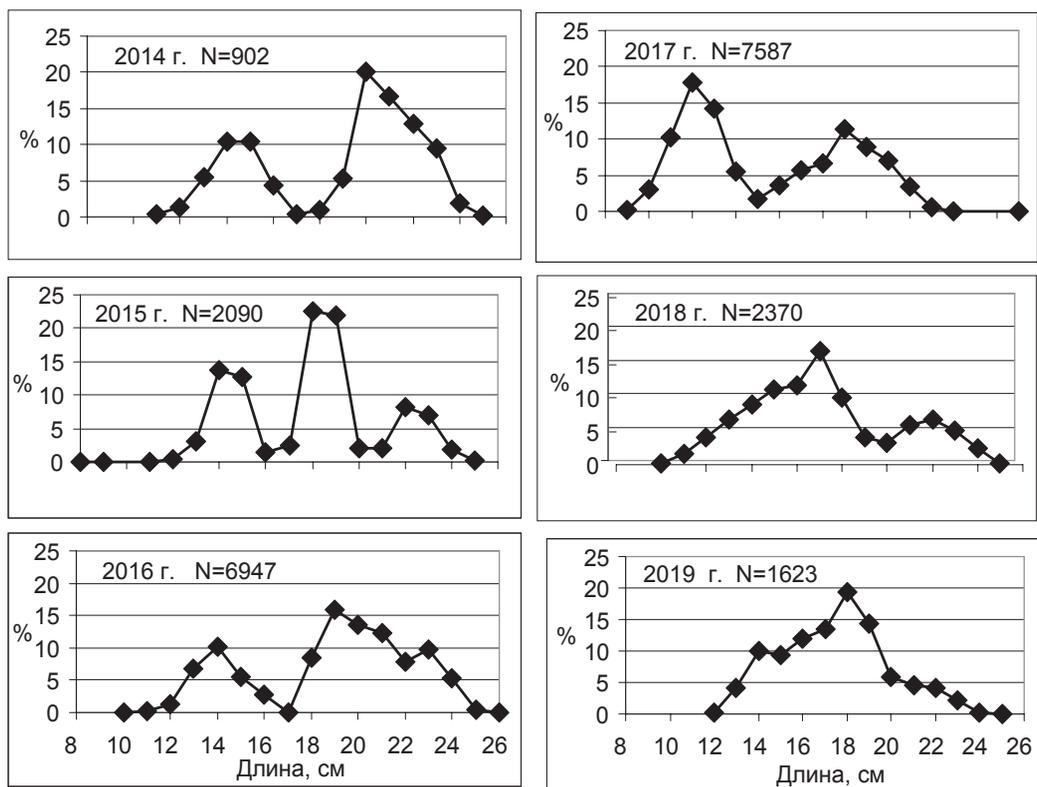


Рис. 6. Частотное распределение (%) по длине особей сардины иваси из траловых уловов НИС в тихоокеанских прикурильских водах в 2014–2019 гг.: N — количество промеренных экземпляров

Fig. 6. Frequency distribution (%) of Japanese sardine by body length in trawl catches of research vessels in the Pacific waters at Kuril Islands in 2014–2019 (N — number of measured specimens)

В размерной структуре сардины, пойманной в 2016 г., у особей которой был определен возраст, также наблюдается полимодальный характер распределения размеров рыб по длине (рис. 7).

У массовых возрастных групп сардины (2+...4+) поколений 2012, 2013 и 2014 годов рождения в 2016 г. модальные классы приходятся на особей длиной 18, 20, 22–23 см. Если сопоставить частотное распределение значений длины особей сардины модальных классов у разных возрастов (рис. 7) с рядами массовых промеров сардины по годам (см. рис. 6), то обнаружится совпадение модальных классов промеров сардины по годам: в 2014 г. с длиной 20 см, в 2015 г. — 18 и 22, в 2016 г. — 20, в 2017 г. — 20, в 2018 г. — 22 и в 2019 г. с длиной 18 см. В свою очередь доминирование в разные годы особей определенного размера может свидетельствовать о более высокой численности конкретных поколений сардины, составляющих основу нерестового запаса различных популяций. К сожалению, в «выборке» для определения возраста сардины отсутствуют мелкие неполовозрелые особи, что затрудняет оценку их вклада в размерно-возрастную структуру мигрирующей в тихоокеанские прикурильские воды России сардины. Тем не менее, если ориентироваться на долю рыб в массовых промерах сардины в ряду лет с учетом разобщенности районов нагула молоди и половозрелой сардины и селективности тралов, суммарная доля особей в возрасте 0+...1+ размером 8–14 см приблизительно должна быть равна максимум 10–15 % в общем размерном ряду. Эту особенность структуры размерного ряда нагульной сардины в современный период высокой численности необходимо учитывать при оценке промыслового (нерестового) запаса и общей численности.

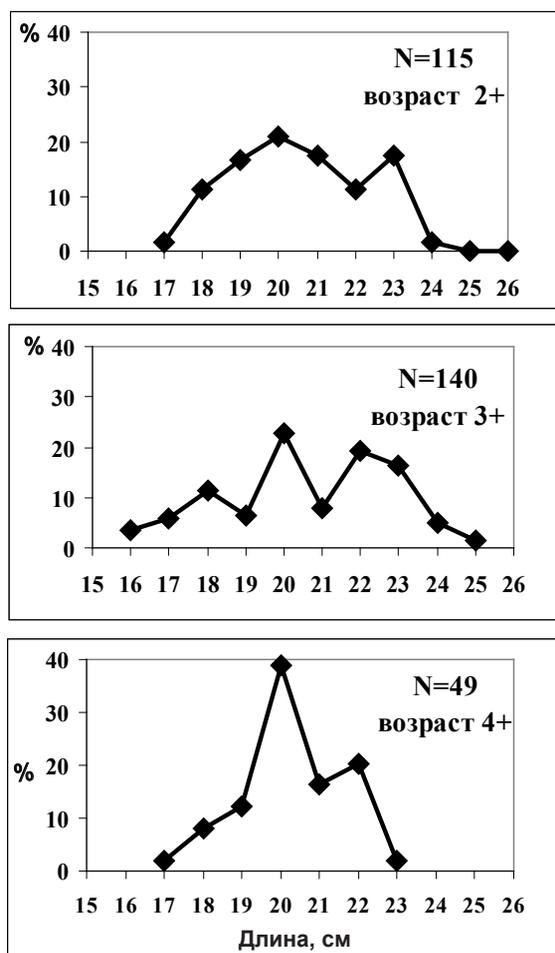


Рис. 7. Частотное распределение особей сардины различного возраста (поколений) по длине АС (наблюденные данные 2016 г.) в прикурильских тихоокеанских водах: N — количество экземпляров, у которых определен возраст

Fig. 7. Frequency distribution (%) of Japanese sardine by body length in catches from the Pacific waters at Kuril Islands in 2016, by year-classes (N — number of certain age specimens)

Вероятно, рассмотренное распределение по размерам сардины разного наблюдаемого возраста может свидетельствовать о наличии в структуре размерного ряда различных поколений рыб, различающихся по темпу роста. Не исключено также, что двухвершинный характер частотного распределения особей сардины разного возраста по длине тела подтверждает присутствие в нашей выборке как минимум двух групп особей, принадлежащих различным субпопуляциям. По этой причине при исследовании роста сардины прикурильских тихоокеанских вод, пойманной в 2016 г., наряду с непосредственными измерениями длины тела особей различного возраста применяли метод обратного расчисления длины особей в раннем возрасте по годовым кольцам на чешуе. Это позволило, во-первых, проследить темп роста особей сардины по годам, во-вторых, сравнить особенности ее роста в разных поколениях.

Прямо пропорциональная зависимость между длиной рыбы и диаметром годовых колец на циклоидной чешуе, как у сардины, имеет высокий коэффициент корреляции и является специфическим видовым признаком, одинаково свойственным всем популяциям вида [Брюзгин, 1969]. Результаты обратных расчислений длин особей сардины по годовым кольцам на чешуе, приведенные в табл. 1, показывают значительный диа-

Таблица 1

Результаты обратных расчислений длины (L) и распределение по размерам (%) особей сардины в раннем возрасте массовых возрастных групп (2+...4+), пойманных в летне-осенний период 2016 г. в Южно-Курильской зоне

Table 1

Results of inverse calculation of body length (L) and size distribution (%) for early ages of japanese sardine caught in the South-Kuril fishery district in summer-autumn of 2016 (mass age groups in the catches were 2+, 3+, and 4+)

Год рождения поколения	Возраст, годы роста (L)	Длина, см																N	M						
		8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23								
2014	2+																							115	
	L1 2015				9,0	7,0	28,3*	18,5	20,5*	6,1	4,3	0,9	0,9												14,7
	L2 2016								4,3	14,8	31,3*	20,0	17,4	8,7	3,5										18,7
2013	3+																							143	
	L1 2014	0,7	1,4	6,3	9,1	19,6	20,3*	19,6	16,8	2,8	2,0	1,4													13,1
	L2 2015			5,6	3,5	2,1	6,3	11,9	13,3	16,8*	14,0	16,1*	5,6	2,8	2,0										15,3
	L3 2016							5,5	5,6	9,1	16,1*	14,0	8,4	15,4*	13,3	9,1	3,5								18,5
2012	4+																							49	
	L1 2013			4,1	36,7*	10,2	24,5*	10,2	14,3																12,4
	L2 2014				2,0	6,1	14,3	26,5	34,7*	8,2	6,1	2,1													15,5
	L3 2015							6,1	6,1	16,3	32,7*	30,6	4,1	4,1											17,1
	L4 2016								2,0	2,0	10,2	16,3	32,7*	22,4	12,2	2,2									19,7

* Отмечены модальные классы с максимальным количеством одномерных особей сардины в размерном ряду.
Примечание. N — количество особей сардины, у которых определен возраст; M — средний размер особей в выборке, см.

пазон разброса особей сардины по длине (от 8 до 23 см) в поколениях 2012–2014 годов рождения (возраст 2+...4+). Для сардины поколения 2014 г. (возраст 2+) характерно наличие двух модальных групп по длине в год роста L1. У особей 2013 года рождения бимодальный характер распределения по длине в возрасте 3+ наблюдается в годы роста L2, L3. У поколения 2012 г. (возраст 4+) двухвершинный разброс особей по длине также отмечен только в год роста L1.

Таким образом, наблюдаемое бимодальное распределение расчисленных значений длины особей сардины по годам роста показывает, что в нагульный период в прикурильских тихоокеанских водах в 2016 г. в уловах пелагического трала присутствовали как минимум две размерные группировки сардины, обладающие различным темпом роста. В то же время средняя длина особей сардины в периоды высокой численности в предыдущем столетии почти не отличается от современной (табл. 2), наблюдаемой в начальный период роста численности. Исследуя групповой рост сардины, учитывали не только средние значения длины особей, но и характерные особенности размерных рядов сардины с рассмотренным выше распределением. Это позволит в будущем оценивать вклад разных субпопуляций в общий рост численности сардины с учетом особенностей динамики численности различных популяций и роста особей в поколениях.

Таблица 2

Средние размеры сардины в СЗТО по результатам обратных расчислений длины особей у массовых возрастов по поколениям в различные периоды высокой численности, см

Table 2

Mean size of Japanese sardine year-classes in the North-West Pacific in periods of its high abundance (using inverse calculation for early ages), cm

Год лова	Год рождения поколения	Возраст, лет	L1	L2	L3	L4	N
<i>Японское море</i>							
1928	1926	2+	13,6	18,2			78
	1925	3+	12,1	15,9	18,9		101
	1924	4+	11,7	14,8	17,6	19,6	42
1935	1934	2+	13,5	18,1			123
	1933	3+	12,0	15,7	18,7		318
	1932	4+	11,3	14,4	17,1	19,2	220
1939	1936	3+	11,8	15,3	18,5		169
	1935	4+	11,9	14,3	17,0	19,1	186
<i>Прикурильские тихоокеанские воды</i>							
1976	1974	2+	13,4	18,3			
	1973	3+	12,7	16,2	18,7		83
	1972	4+	12,8	16,3	19,1	21,4	42
1979	1977	2+	13,3	18,3			122
	1976	3+	13,2	17,3	20,3		145
	1975	4+	12,3	15,2	17,9	20,8	119
1981	1979	2+	13,9	16,9			25
	1978	3+	12,3	15,6	18,3		218
	1977	4+	11,9	14,9	17,7	19,6	100
<i>Прикурильские тихоокеанские воды</i>							
2016	2014	2+	14,6	18,7			115
	2013	3+	13,1	15,3	18,5		143
	2012	4+	12,4	15,6	17,0	19,7	49

Возрастной состав. Дальневосточная сардина относится к рыбам с коротким жизненным циклом. В прикурильских тихоокеанских водах ее возрастной ряд насчи-

тывает 8 возрастных групп — от 0+ (сеголетки) до 7+. Наиболее многочисленными в период современных наблюдений были возрастные группы 2+...4+ (преобладает возраст 3+), составляющие в траловых уловах НИС по численности и биомассе до 97 % (рис. 8, табл. 3).

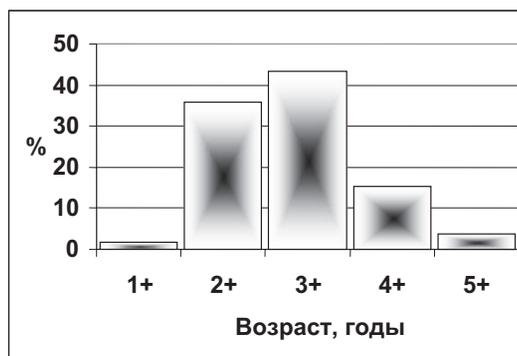


Рис. 8. Возрастной состав сардины в траловых уловах НИС (наблюденные данные 2016 г.) в прикурильских тихоокеанских водах
 Fig. 8. Age composition of Japanese sardine in trawl catches of research vessels in the Pacific waters at Kuril Islands in 2016

Таблица 3
 Возрастной состав сардины иваси в траловых уловах НИС в текущий период роста ее численности в прикурильских тихоокеанских водах и промысловых уловах в 1970–1980-е гг., %

Table 3
 Age composition of Japanese sardine in the Pacific waters at Kuril Islands recalculated from its size structure in trawl catches of research vessels in the period of recent bloom and commercial trawl catches in 1970s–1980s, %

Год лова	Возраст, годы						
	0+	1+	2+	3+	4+	5+	6+
1976	8,1	53,2	24,6	8,1	6,0	–	–
1981	25,7	44,4	13,8	14,2	1,9	–	–
1984	14,1	18,1	22,6	33,2	11,9	–	–
1988	–	28,1	44,6	22,4	4,9	–	–
1990	–	–	51,0	37,0	12,0	–	–
2014	–	1,2	29,2	43,6	22,1	3,6	0,3
2015	–	4,6	28,3	43,8	19,3	3,8	0,2
2016	–	3,7	29,2	45,1	18,3	3,6	0,2
2017	–	2,1	29,7	42,8	21,1	3,7	0,6
2018	–	3,1	29,0	43,9	19,8	3,7	0,4
2019	–	5,1	29,9	45,4	15,9	3,7	0,1

Примечание. Данные за 1976, 1981, 1984, 1988, 1990 гг. приведены в отчете [Экология, воспроизводство, распределение..., 1997].

Как видно из данных табл. 3 доля сеголеток и рыб старших возрастов в разные годы лова суммарно не превышала 10 % по причине разобщенности районов обитания молоди и половозрелых рыб, низкой численности особей старших возрастов. Впервые созревающие особи (2+) присутствовали в траловых уловах в ИЭЗ России в массовом количестве в течение всего нагульного периода с июня по октябрь, двухлетки (1+) были малочисленны, сеголетки (0+) в уловах отсутствовали, что может быть связано с раздельным обитанием молоди и половозрелых рыб, а также, вероятно, с селективностью орудий лова.

Для возрастной структуры большинства популяций в различные периоды высокой численности характерно доминирование в течение нескольких лет смежных урожайных поколений [Никольский, 1974], формирующих нерестовый запас. Для сардины в СЗТО по нашим наблюдениям преобладание одного поколения не является типичным, и нерестовый запас, как правило, формируется за счет трех поколений, одно из которых (3+) во все годы современных исследований являлось доминирующим. Как видно из

данных табл. 3, в 2014–2019 гг. количество возрастных групп, участвующих в промысле, было почти одинаковым, незначительно изменялось только процентное соотношение рыб массовых возрастов. В 1970–1980-е гг. в начальный период увеличения численности возрастной состав сардины в прикурильских водах также характеризовался относительной стабильностью, основу в промысле составляли три возрастные группы, но в отличие от современного периода была высока доля рыб в возрасте 1+...3+ лет при значительной доле молоди (0+). В годы появления высокоурожайных поколений увеличивалась доля сеголеток (0+), наличие которых прослеживалось по возрастному составу до 1985 г. В последующие годы количество сеголеток в промысловых уловах было минимальным, как и в современный период роста численности. Однако в предыдущий период высокой численности с появлением урожайных поколений и увеличением плотности в границах ареала изменились биологические характеристики особей: снизился темп роста, уменьшились весовые показатели одноразмерных особей, возросло количество рыб максимального возраста и увеличился возраст массового полового созревания, в отдельные годы стали снижаться объемы нереста на различных нерестилищах [Экология, воспроизводство, распределение..., 1997]. В последующий период с 1986 г. за счет изъятия промыслом, естественной смертности и отсутствия высокоурожайных поколений до 1990 г. произошло «старение» суперпопуляции, как следствие, снизился репродуктивный потенциал региональных популяций сардины в СЗТО, что в итоге привело к депрессивному состоянию иваси на десятилетия [Жигалин, Мальцев, 1992]. Оживление воспроизводства в водах Японии и дальнейший устойчивый очередной рост численности сардины начался только с 2007 г. (согласно данным НТС Россия-Япония).

Заключение

В настоящее время в видовой структуре ихтиоцены верхней эпипелагиали в прикурильских тихоокеанских водах России видом-доминантом с 2014 г. в теплый период года стала дальневосточная сардина [Иванов, Хоружий, 2019]. Увеличение общей биомассы сардины в СЗТО, поступательное нарастание масштабов ее миграций в ИЭЗ России в Тихом океане позволило организовать устойчивый промысел и довести отечественный вылов иваси до уровня 1970–1980-е гг., несмотря на несхожий характер динамики роста численности, величины и структуры промзапаса. Современный суммарный вылов сардины странами Азиатско-Тихоокеанского региона достиг почти 1 млн т против 6 млн т в 1970–1980-х гг. Величина учтенной общей биомассы сардины в ИЭЗ России по данным тралово-акустической съемки, выполненной НИС «Профессор Кагановский» и «ТИНРО» в августе-сентябре 2020 г., составила 1315 тыс. т, по экспертным оценкам общая биомасса иваси в предыдущий период на пике численности сохранялась в пределах 10–20 млн т. Высокий уровень промыслового запаса в тихоокеанских прикурильских водах сохранялся с 1975 по 1996 г. (21 год), в Японском море — с 1974 по 1992 г. (18 лет). С момента возобновления крупномасштабного воспроизводства сардины в 2007 г. и продолжающегося устойчивого увеличения численности прошло уже 14 лет. В связи с этим в настоящее время достаточно остро стоит вопрос, как долго продержится современный высокий уровень численности сардины иваси в СЗТО.

Как показали проведенные в предыдущие периоды исследования размерно-возрастного состава и роста сардины тихоокеанских и япономорских популяций [Дударев, Бедных, 1980], снижению численности иваси предшествовало «измельчание» ее особей, т.е. замещение крупной сардины мелкой тугорослой, которое сопровождалось снижением объемов нереста на северных нерестилищах и увеличением — на южных в ИЭЗ Японии. Предполагалось, что перестройка возрастной и размерной структуры суперпопуляции сардины иваси в СЗТО и дальнейшее уменьшение численности являются следствием динамики ее различных субпопуляций, имеющих индивидуальные характеристики и временные рамки изменения плотности в границах ареала, и, как

следствие, репродуктивного потенциала. Так, например, рост воспроизводства сардины в Японском море в 1970–1980-е гг. наблюдался на северных нерестилищах у п-ова Ното в течение 7 лет, затем на южных — в течение 5 лет, после чего произошло сокращение общего объема нереста. В тихоокеанских водах Японии также отмечались два относительно разобщенных района массового нереста. Анализ размерно-возрастных характеристик и достоверных морфологических различий между особями мелкой и крупной сардины показал наличие в популяционной структуре сардины Японского моря как минимум двух морфотипов, очевидно, обладающих разными репродуктивными потенциалами [Дударев, 1985]. Можно предположить, что ростовые характеристики сардины, принадлежащей различным субпопуляциям, наряду с прочими биологическими показателями отражают элементы механизма регуляции плотности при разном уровне численности.

Исследования размерно-возрастного состава и роста сардины иваси, проведенные в 2014–2019 гг. в тихоокеанских прикурильских водах ИЭЗ России, позволяют сделать вывод о том, что в течение последних 6 лет рост численности сардины обеспечивала череда смежных урожайных поколений, в структуре которых присутствовали в относительно равных долях три размерные группы, особи которых различаются по темпу роста и, видимо, могут относиться к разным морфотипам сардины с характерной для каждого динамикой численности. На основании анализа количественных размерно-возрастных характеристик гипотетически можно предположить, что мы имеем дело с элементами саморегуляции численности популяции, ее реакцией на определенные условия среды. Вероятно, способность вида поддерживать численность своих особей длительное время на определенном уровне через доминирование наиболее приспособленных для конкретных условий морфотипов [Коновалов, 1980] является проявлением адаптивной репродуктивной стратегии вида.

При этом, если исходить из того, что в основе периодического роста численности сардины лежит только прямое (случайное) воздействие определенных условий среды (или космогенных факторов, формирующих эти условия), тогда возникает вопрос, почему при формировании фоновых условий, сходных со стартовыми (благоприятными) для начала наблюдаемых ранее всплесков численности сардины иваси в периоды, когда вид еще находился в состоянии глубокой депрессии, масштабного роста численности не происходило?

Установлено, что набор факторов среды, сопровождающих периодический быстрый рост численности и последующее сокращение, достаточно многообразен и хорошо изучен. В то же время попытки выявить устойчивые причинно-следственные связи, определяющие временные демографические характеристики вида, пока безуспешны [Шунтов, Иванов, 2021].

Как показали современные исследования размерно-возрастной структуры и роста тихоокеанской популяции сардины иваси, в ее поколениях наблюдается как минимум две группы особей с различными ростовыми и, вероятно, репродуктивными особенностями. Не исключено, что доминирование той или иной группы особей в поколениях сардины при максимально высокой плотности может оказаться решающим фактором сохранения на высоком уровне или снижения численности в установленных выше временных пределах. Тогда при сохранении существующей с 2007 г. скорости роста биомассы сардины в течение 14 лет, современном уровне численности и периодичности функционирования различных центров воспроизводства вполне возможно, что высокий запас сардины иваси будет сохраняться как минимум еще 6–8 лет (до 2028–2030 гг.).

Благодарности

Авторы выражают свою признательность д-ру биол. наук О.А. Иванову (ТИНРО) за помощь в подготовке рукописи и рецензентам за конструктивную оценку и полезные предложения по ее улучшению.

Финансирование работы

Исследование не имело спонсорской поддержки.

Соблюдение этических стандартов

Все применимые международные, национальные и/или институционные принципы использования животных были соблюдены. Библиографические ссылки на все использованные в работе данные других авторов оформлены в соответствии с правилами данного издания.

Информация о вкладе авторов

В.А. Дударев — постановка проблемы, сбор материалов и написание статьи, А.И. Галеев — участие в обработке первичных данных и подготовка иллюстраций.

Список литературы

Брюзгин В.Л. Методы изучения роста рыб по чешуе, костям и отолитам : моногр. — Киев : Наук. думка, 1969. — 187 с.

Булатов О.А., Котенев Б.Н., Кровнин А.С. О перспективах новой «сардиновой эпохи» в северо-западной части Тихого океана // *Вопр. рыб-ва.* — 2016. — Т. 17, № 4. — С. 385–405.

Дударев В.А. Сардина Японского моря, ее экология и промысел : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1985. — 24 с.

Дударев В.А. Экология и перспективы промысла сардины (иваси) Японского моря // Биологические ресурсы шельфовых и окраинных морей. — М. : Наука, 1990. — С. 127–138.

Дударев В.А., Бедных А.М. Размерно-возрастной состав и рост дальневосточной сардины в Японском море // *Изв. ТИНРО.* — 1980. — Т. 104. — С. 151–156.

Жигалин А.Ю., Мальцев И.В. Адаптивные реакции дальневосточной сардины в процессе флуктуаций ее численности // Тез. докл. конф. мол. ученых «Экология морских гидробионтов. Морские экосистемы». — Владивосток : ТИНРО, 1992. — С. 30–32.

Зуенко Ю.И. Межгодовые изменения районов и сроков массового нереста сардины иваси в Японском море и их значение для воспроизводства сардины // *Изв. ТИНРО.* — 2011. — Т. 166. — С. 103–122.

Иванов О.А., Хоружий А.А. Межгодовая динамика интегральных характеристик ихтиоцена верхней эпипелагиали тихоокеанских вод России в июне-сентябре 2004–2018 гг. // *Вопр. ихтиол.* — 2019. — Т. 59, № 5. — С. 566. DOI: 10.1134/S0042875219050059.

Коновалов С.М. Популяционная биология тихоокеанских лососей : моногр. — Л. : Наука, 1980. — 237 с.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб : моногр. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 447 с.

Новиков Ю.В., Кеня В.С. Динамика численности и перспективы промысла дальневосточной сардины иваси // *Рыб. хоз-во.* — 1981. — № 4. — С. 37–39.

Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных) : моногр. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Пищепромиздат, 1966. — 375 с.

Шунтов В.П., Иванов О.А. «Неверная рыба» или неверные гипотезы: что происходит с nektonом прикурильских океанических вод? // *Изв. ТИНРО.* — 2021. — Т. 201, вып. 1. — С. 3–23. DOI: 10.26428/1606-9919-2021-201-3-23.

Экология, воспроизводство, распределение, расчет запасов сайры, сардины, скумбрии и анчоуса в СЗТО и Японском море : отчет о НИР / ТИНРО. № 22622. — Владивосток, 1997. — 67 с.

References

Bryuzgin, V.L., *Metody izucheniya rosta ryb po cheshuye, kostyam i otolitam* (Methods for studying the growth of fish on scales, bones and otoliths), Kiev: Naukova Dumka, 1969.

Bulatov, O.A., Kotenev, B.N., and Krovnin, A.S., On the prospects for a new “Sardine era” in the northwestern Pacific, *Vopr. Rybolov.*, 2016, vol. 17, no. 4, pp. 385–405.

Dudarev, V.A., Sardine of the Sea of Japan, its ecology and fishery, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO, 1985.

Dudarev, V.A., Ecology and prospects of sardine (Iwashi) fishing in the Sea of Japan, in *Biologicheskkiye resursy shel'fovykh i okrainnykh morei* (Biological Resources of Shelf and Marginal Seas), Moscow: Nauka, 1990, pp. 127–138.

Dudarev, V.A. and Bednykh, A.M., Size-age composition and growth of the Far Eastern sardine in the Sea of Japan, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1980, vol. 104, pp. 151–156.

Zhigalin, A.Yu. and Maltsev, I.V., Adaptive reactions of the Far Eastern sardine in the process of fluctuations in its abundance, in *Tezisy dokl. konf. molodykh uch. «Ekologiya morskikh gidrobiontov. Morskiye ekosistemy»* (Proc. Conf. Young Sci. “Ecology of marine aquatic organisms. Marine ecosystems”), Vladivostok: TINRO, 1992, pp. 30–32.

Zuenko, Yu.I., Shifts of spawning grounds and dates of mass spawning for Japanese sardine in the Japan Sea and their contribution to its reproduction, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2011, vol. 166, pp. 103–122.

Ivanov, O.A. and Khoruzhy, A.A., Interannual dynamics of the FISH COMMUNITY’S integral characteristics IN the upper epipelagic LAYER of THE Pacific OCEAN’S Russian in June–September 2004–2018), *Vopr. Ikhtiol.*, 2019, vol. 59, no. 5, pp. 727–742. DOI: 10.1134/S0032945219050047

Konovalov, S.M., *Populyatsionnaya biologiya tikhookeanskikh lososei* (Population Biology of Pacific Salmon), Leningrad: Nauka, 1980.

Nikolsky, G.V., *Teoriya dinamiki stada ryb* (The Theory of Fish Stock Dynamics), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost’, 1974.

Novikov, Yu.V. and Kenya, V.S., Population dynamics and prospects of fishing for the Far Eastern ivasi sardine, *Rybn. Khoz.*, 1981, no. 4, pp. 37–39.

Pravdin, I.F., *Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh)* (Guide to the Study of Fish (Mainly Freshwater)), 4th ed., Moscow: Pishchevaya Promyshlennost’, 1966.

Shuntov, V.P. and Ivanov, O.A., “Wrong fish” or wrong hypotheses: what happens to nekton of the Pacific waters at Kuril Islands?, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2021, vol. 201, no. 1, pp. 3–23. doi 10.26428/1606-9919-2021-201-3-23

Otchet Nauchno-Issled. Rab. “Ekologiya, vosproizvodstvo, raspredeleniye, raschet zapasov sayry, sardiny, skumbrii i anchousa v SZTO i Yaponskom more” (Res. Rep. “Ecology, reproduction, distribution, calculation of saury, sardine, mackerel and anchovy stocks in the NWTO and the Sea of Japan”), Available from TINRO, 1997, Vladivostok, то. 22622.

Nakagami, M., Suyama, S., Naya, M., and Kawabata, A., Distribution and abundance of Pacific saury and other pelagic fishes in the western and central North Pacific Ocean in June and July 2013, *Japan-Russia symposium on ecology of fishes and squid*, Yokohama, 2013.

Поступила в редакцию 10.08.2021 г.

После доработки 15.08.2021 г.

Принята к публикации 16.08.2021 г.