

Научная статья

УДК [597.541–113.4.08:591.478](265.54)

DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-357-370

EDN: XKDNUO



ОСОБЕННОСТИ ЛИНЕЙНОГО РОСТА И ФОРМИРОВАНИЯ ГОДОВОГО КОЛЬЦА НА ЧЕШУЕ ТИХООКЕАНСКОЙ СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASII* В ЗАЛИВЕ ПЕТРА ВЕЛИКОГО

Л.А. Черноиванова*

Тихоокеанский филиал ВНИРО (ТИНРО),
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

Аннотация. На основании многолетних данных установлено, что начало зоны роста на чешуе сельди зал. Петра Великого отмечается в апреле-мае, сроки образования очередного годового кольца растянуты от октября до января. Фенологический сезон активного соматического роста для сельди залива начинается в апреле-мае, наибольшие приросты приходятся на вторую половину лета и начало осени и в основном завершаются к ноябрю-декабрю. Кроме «стартовых» различий длины тела сельди, полученных на первом году жизни, в онтогенезе увеличение изменчивости размеров младших возрастов зависит от вариаций времени наступления половозрелости. В старшевозрастных классах размерное разнообразие формируется на основе ускорения роста части особей поколения, имеющей более длительный период вегетации в связи с благоприятными локальными условиями или за счет внутренних резервов организма.

Ключевые слова: тихоокеанская сельдь, залив Петра Великого, линейный рост, возраст, регистрирующие структуры

Для цитирования: Черноиванова Л.А. Особенности линейного роста и формирования годового кольца на чешуе тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* в заливе Петра Великого // Изв. ТИНРО. — 2023. — Т. 203, вып. 2. — С. 357–370. DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-357-370. EDN: XKDNUO.

Original article

Patterns of linear growth and formation of annulus on scales of pacific herring in Peter the Great Bay

Ludmila A. Chernoiwanova

Pacific branch of VNIRO (TINRO), 4, Shevchenko Alley, Vladivostok, 690091, Russia
leading specialist, ludmila.chernoivanova@tinro.ru, ORCID 0009-0004-6736-1246

Abstract. The data on linear growth and the scale annuli forming are generalized for pacific herring in Peter the Great Bay. The growth zone on scales begins in April-May, whereas the annuli of slow growth are formed from October to January. The phenological season of active somatic growth also starts in April-May for herring in this area, the largest gains of the body

* Черноиванова Людмила Алексеевна, ведущий специалист; ludmila.chernoivanova@tinro.ru, ORCID 0009-0004-6736-1246.

© Черноиванова Л.А., 2023

length are detected in late summer — early autumn, and the active growth ends by November–December. Size diversity for young fish depends on starting conditions of growth in the first year of life and the timing of puberty. The diversity increases for adults because of the growth accelerating for the fish dwelling in local favorable environments with longer growing season.

Keywords: pacific herring, Peter the Great Bay, linear growth, age, age recording structure

For citation: Chernoiivanova L.A. Patterns of linear growth and formation of annulus on scales of pacific herring in Peter the Great Bay, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2023, vol. 203, no. 2, pp. 357–370. (In Russ.). DOI: 10.26428/1606-9919-2023-203-357-370. EDN: XKDNUO.

Введение

Параметры роста обуславливают многие аспекты состояния популяций рыб, размерно-возрастной состав и его динамика являются индикаторами уровня урожайности поколений, формирования жизненной стратегии. Исследование сезонного роста рыб и установление времени закладки годового кольца на регистрирующих структурах необходимо прежде всего для определения размерно-возрастной структуры популяции, становления размерного разнообразия рыб в пределах отдельных видов [Поляков, 1975; Дгебуадзе, 2001].

В работах по изучению тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* рост как морфологический признак в основном используется для характеристики межпопуляционных различий темпа роста и для анализа его динамики в зависимости от уровня численности популяции [Амброз, 1931; Дружинин, 1957; Правоторова, 1965; Козлов, 1968; Тюрнин, 1975; Посадова, 1995; Наumenко, 2001, 2002; Ившина, 2008; Смирнов, 2009; и др.]. В некоторых публикациях обозначены наиболее активные сезоны роста в годовом биологическом цикле, но исследование по определению времени закладки годового кольца на чешуе, начала и длительности периода роста особей в течение годового цикла в дальневосточных популяциях известно только для корфо-карагинской сельди [Качина, 1967].

Для популяции зал. Петра Великого, обитающей на южной окраине ареала тихоокеанских сельдей морской группы [Наumenко, 2001], определение времени формирования годового кольца на чешуе и фенологического периода роста в течение годового и жизненного циклов не проводилось.

Для сельди зал. Петра Великого характерен невысокий уровень запасов, за почти столетнее время ее изучения известны кратковременные периоды высокой численности и более продолжительные — низкой. Самый высокий уровень запасов сельди наблюдался в 1920–1930 гг., заметное увеличение было отмечено в 1948–1959 гг., более мощный подъем произошел в 1973–1986 гг. Низкая численность сельди в заливе фиксировалась в 1932–1949, 1960–1973 гг. и с 1988 г. практически до настоящего времени. В 2010–2020 гг. наблюдались небольшие флуктуации запаса, но заметного подъема общей численности не зарегистрировано. Анализ размерно-возрастного состава поколений сельди зал. Петра Великого 1918–1925 и 1934–2013 годов рождения показал, что в одно-возрастных классах каждого из рассматриваемых поколений в разных соотношениях существуют категории крупных, средних и мелких рыб, статистически достоверно различающиеся линейными размерами. Выделенные группировки различаются не только по темпу роста, но и по длительности жизненного цикла, минимальной длине и возрасту полового созревания. В многолетней динамике соотношения размерных категорий в рассматриваемых поколениях в периоды подъема запасов доминируют крупные и средние рыбы, в годы низкой численности преобладают группировки мелкого и среднего рангов [Черноиванова, 2020]. В современный длительный период низкой численности в поколениях также присутствуют сельди крупной, средней и мелкой категорий с преобладанием мелких и средних рыб.

Целью данной работы является установление времени закладки годового кольца на чешуе, длительности фенологического сезона и скорости линейного роста в категориях мелких, средних и крупных сельдей зал. Петра Великого в течение онтогенеза.

Материалы и методы

В основу работы положен материал, собранный в зал. Петра Великого в 1996–2019 гг. Данный период характеризуется низким уровнем запасов сельди. За это время в популяции появлялись в основном малочисленные и реже средние по численности генерации, высокоурожайных поколений не зарегистрировано.

В преднерестовый и нерестовый периоды сборы проводили из уловов ставных орудий лова в прибрежной зоне зал. Петра Великого. В нагульный период материал собирали в научно-исследовательских рейсах ТИНРО. Всего с целью анализа сезонного роста проанализировано 4982 экз., из них с января по май — 3331, с июня по август — 397, с сентября по декабрь — 1254 экз. Для всех особей был проведен биологический анализ, возраст определяли по чешуе. В данной работе рассматривали сельдь в возрасте от двухлеток до 10-годовиков. Распределение рыб по длине тела в одновозрастных классах на категории мелких, средних и крупных основывалось на градациях, достоверно установленных ранее по статистическим данным для сельди зал. Петра Великого [Черноиванова, Ким, 2016]. Обратные расчисления длины тела проводили для каждой особи по формуле Э. Леа [Правдин, 1966] с применением поправочных коэффициентов, специфичных для каждого годового класса сельди зал. Петра Великого [Черноиванова, 2015]. При оценке величины сезонных приростов использовали промеры чешуи от последнего годового кольца до края на момент взятия пробы, так называемый маргинальный индекс [Дгебуадзе, 2001]. Анализ роста сельди зал. Петра Великого на первом году жизни в период 1999–2014 гг. был проведен нами ранее [Черноиванова, 2017].

Для оценки удельной скорости роста (или мгновенного темпа роста) C использовали уравнение Шмальгаузена–Броди [Мина, Клевезаль, 1976; Рикер, 1983]:

$$C = (\ln L_n - \ln L_0) / (t_n - t_0),$$

где L_n — длина особи в возрасте t_n ; L_0 — длина особи в возрасте t_0 .

Результаты и их обсуждение

Функциональной основой адаптаций времени формирования годового кольца на чешуе у рыб являются фенологический период роста и годовой репродуктивный цикл [Казанский, 1975]. Нерест сельди зал. Петра Великого наблюдается с конца февраля до конца мая, массовый нерест, как правило, проходит в марте-апреле [Амброз, 1931; Посадова, 1985]. Соответственно, предполагается, что в основном начало годового репродуктивного цикла и сезона вегетации для этой популяции приходится на апрель.

По усредненным данным за 1996–2019 гг. приросты на чешуе сельди зал. Петра Великого в апреле наблюдались у 18,1 % рыб (от 2,5 до 37,9 % в разных выборках). В мае частота встречаемости сельди с приростами на чешуе заметно увеличивалась, достигая с мая по сентябрь 100 %. Зоны роста текущего года регистрировались на чешуе сельди также до ноября и декабря. У небольшого числа особей на чешуе приросты отмечались и в январе-марте следующего календарного года (рис. 1, А). Сформированное годовое кольцо у небольшой доли рыб было отмечено в октябре, к ноябрю-декабрю число рыб с годовым кольцом по краю чешуи резко возрастало, доходя до 100 %, в большинстве случаев оставаясь высоким и в январе-марте (рис. 1, Б).

На фоне общей закономерности необходимо отметить большой размах колебаний частоты встречаемости рыб как с приростами на чешуе, так и со сформированным годовым кольцом в разных выборках (рис. 1). Поэтому подробный анализ времени формирования годового кольца на чешуе и сезонной динамики роста проводили отдельно для категорий мелких, средних и крупных рыб, ранее выделенных в пределах одновозрастных классов. Как отмечалось выше, данные категории, статистически достоверно различающиеся, одновременно присутствуют в поколениях сельди зал. Петра Великого и сохраняются в течение онтогенеза в одновозрастных классах [Черноиванова, 2020].

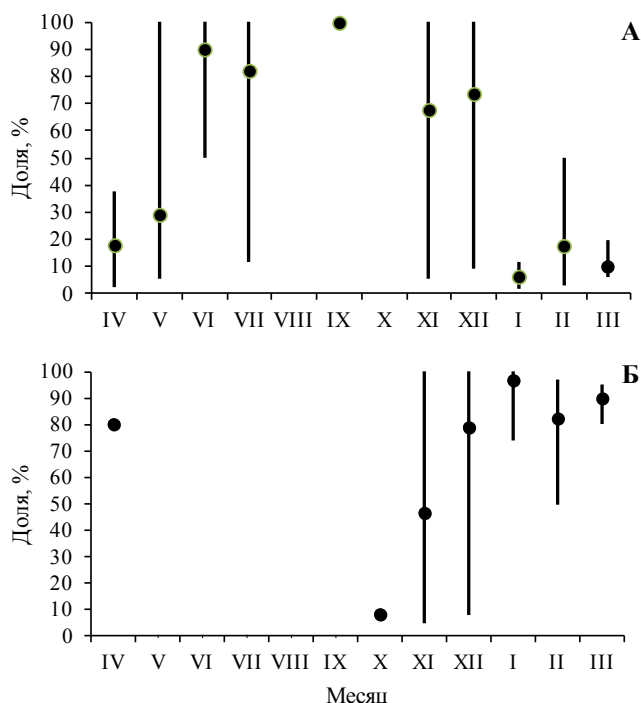


Рис. 1. Сезоны линейного роста и формирования годового кольца на чешуе сельди зал. Петра Великого в течение годового цикла: **А** — доля особей с приростом на чешуе после очередного годового кольца; **Б** — доля особей со сформированным годовым кольцом без видимого прироста. Представлены средние значения (обозначены точками) и их варьирование в период 1996–2019 гг.

Fig. 1. Seasons of linear growth and forming annuli on scales in the annual cycle of pacific herring in Peter the Great Bay: **A** — portion of the fish with the scale growth after the last annulus; **B** — portion of the fish without visible scale growth after the last annulus. Average values for 1996–2019 (dots) and their variations are shown

В рассматриваемых нами возрастных классах для мелких, средних и крупных категорий сельди сроки появления прироста на чешуе в основном совпадали и приходились на апрель и май. В апреле у двух- и трехлеток начало приростов было отмечено с частотой встречаемости от 20,0 до 37,9 %, у рыб старших возрастов встречаемость чешуи с приростами оказалась ниже и составила 5–10 %. В пробах, полученных в мае, только рыбы крупной категории на третьем году жизни на 100 % оказались с приростами, в остальных выборках приросты имели от 5 до 40 % особей. В июне приросты текущего сезона наблюдались на чешуе исследуемых образцов с частотой встречаемости от 50 до 100 %, в пробах июля и августа она составила 100 % (рис. 2).

Календарные даты образования очередного годового кольца на чешуе сельди в зал. Петра Великого регистрировались от октября до января. Самый ранний срок формирования годового кольца встречался в октябре у части двухлеток мелкой и крупной категорий, у другой группы двухлеток этих категорий второе годовое кольцо на чешуе образовывалось или к декабрю (крупная категория сельди), или к январю (мелкая категория). У двухлеток средней категории даты формирования второго годового кольца наблюдались позже — частично в ноябре, а в большинстве случаев к январю и февралю. У большинства рыб мелкой и средней категорий в возрастных классах 2+ и старше очередное годовое кольцо формировалось в ноябре-декабре. У небольшого числа особей этих категорий зоны прироста на чешуе фиксировались и в январе-феврале, при этом часто в поле годового роста отмечались дополнительные кольца, иногда видимые только на части чешуйной пластинки или имеющие нечеткие границы.

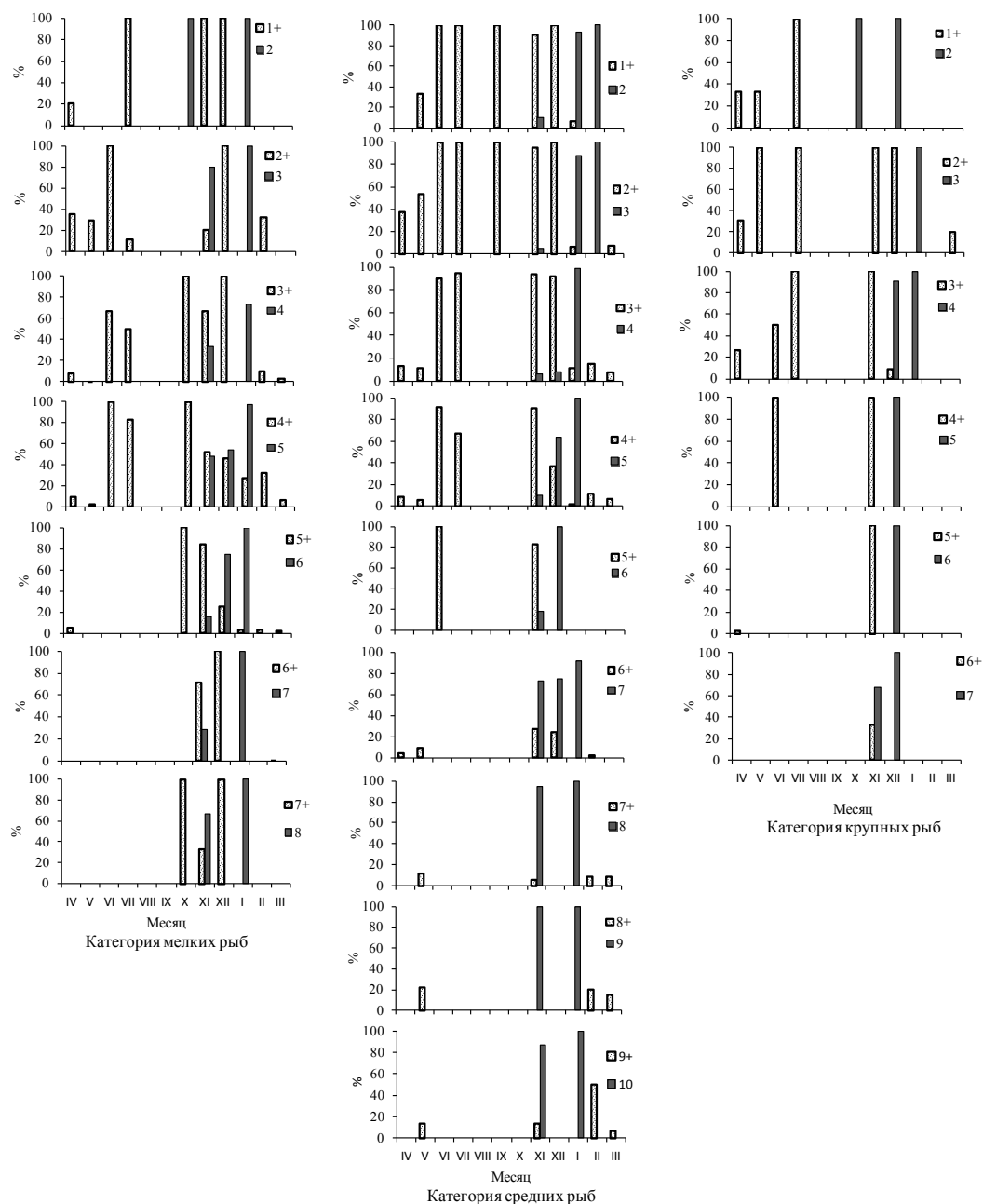


Рис. 2. Частота встречаемости (%) сельди зал. Петра Великого с приростами на чешуе (светлые столбики — возраст, годы, 1+...9+) и со сформированным годовым кольцом (темные столбики — возраст, годы, 2–10) в течение годового цикла роста для рыб мелкой, средней и крупной категорий

Fig. 2. Percentage of the fish with scale growth after the last annulus (light bars indicate the age from 1+ to 9+) and the fish with formed last annulus without further growth (dark bars indicate the age from 2–10) in the annual cycle of small-, medium-, and large-sized herring in Peter the Great Bay

У старшевозрастных рыб в крупной категории сельдей годовое кольцо было сформировано к декабрю, исключение составили семилетки: у 66,7 % из них завершённое годовое кольцо отмечалось уже в ноябре. До января очередное годовое кольцо на чешуе рыб крупной категории было отчетливо выражено и до весны приростов не наблюдалось (рис. 2).

Продолжительность календарного периода от даты начала прироста до завершения очередной зоны роста и формирования годового кольца на чешуе рыб характеризуется как вегетационный сезон с благоприятными для роста рыб абиотическими условиями среды [Лапин и др., 1985; Дгебуадзе, 2001]. Распределение величины линейных приростов сельди зал. Петра Великого в течение вегетационного сезона по данным обратных расчислений длины тела, полученным в соответствии с величиной маргинального индекса, показано на рис. 3.

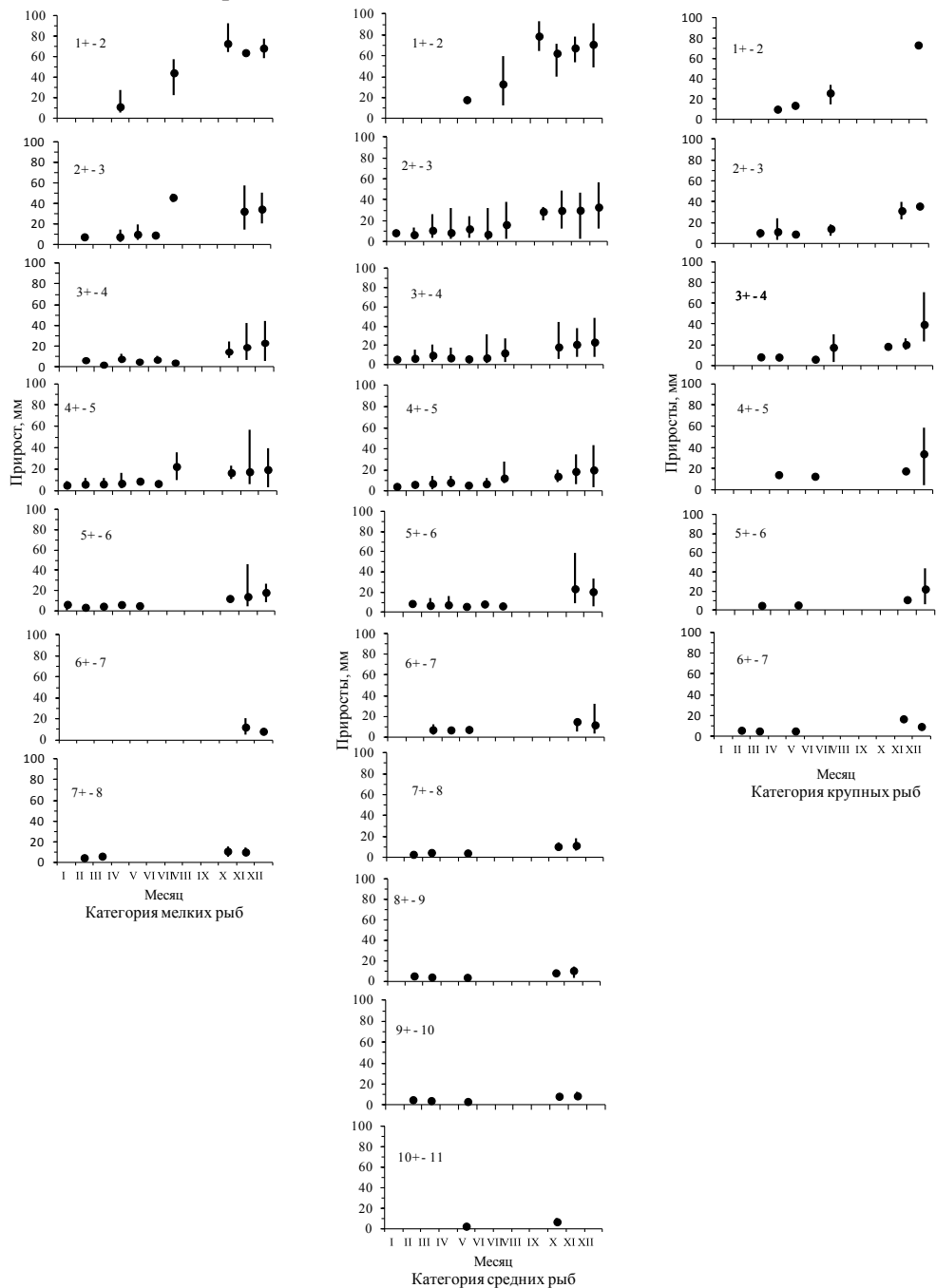


Рис. 3. Сезонные приросты длины тела сельди зал. Петра Великого в категориях мелких, средних и крупных рыб

Fig. 3. Seasonal gains of body length for small-, medium-, and large-sized pacific herring in Peter the Great Bay

У сельди на втором году жизни линейные приросты в апреле составляли от 7,3 до 30,0 % от годового уровня, к июлю — от 33,3 до 74,2 %. В осенний период в категориях мелких и средних рыб наблюдалось две группы двухлеток, достигших 100 % годового прироста: у одной — в октябре, у другой — к ноябрю-декабрю. Двухлетки крупной категории сельди завершали период активного роста к декабрю (рис. 3).

У старшевозрастных рыб всех категорий наибольшая величина линейных приростов наблюдалась начиная с июля, активный рост продолжался до ноября. Приросты к июлю в разных группах рыб составили приблизительно от 40 до 80 %, к ноябрю-декабрю достигли от 80 до 100 % годовых. Кроме того, у небольшого количества сельди в категории крупных рыб на третьем году жизни, а в категориях мелких и средних рыб в возрасте от трех лет и старше было отмечено наличие приростов в январе-марте (рис. 3).

Таким образом, на чешуе сельди в зал. Петра Великого начало зоны роста отмечается в апреле, при этом частота встречаемости рыб с начальными приростами на чешуе у двухлеток и трехлеток в апреле выше, чем у старшевозрастных групп. К концу июня — началу июля зона роста имеется на чешуе сельди всех возрастных классов. На протяжении фенологического сезона во всех возрастных классах формируются группы рыб с различными сроками образования очередного годового кольца, растянутыми во времени от октября до января. Завершенное годовое кольцо в октябре наблюдается у части двухлеток мелкой и крупной категорий, в старшевозрастных группах оно формируется позднее. Наиболее единообразно и одновременно отчетливое годовое кольцо формируется в декабре у старшевозрастных рыб крупной категории.

Сезон активного линейного роста сельди в зал. Петра Великого потенциально может продолжаться с апреля до декабря. На протяжении этого времени выделяются различные по длительности периоды роста мелких, средних и крупных рыб. Наиболее быстрый темп роста для всех категорий отмечается с июля по ноябрь. Кроме того, иногда, в основном в старшевозрастных классах категорий мелких и средних рыб, встречаются небольшие приросты в январе, феврале и марте, но и в этих случаях начало активного роста нового фенологического сезона отмечается в апреле и в мае. Наблюдаемые различия в длительности сезона роста сельди зал. Петра Великого, вероятно, могут быть связаны с многообразием локальных условий обитания в период нагула. Категория крупной сельди в зал. Петра Великого наиболее соответствует экологической форме морских сельдей, совершающих длительные миграции в периоды нагула и зимовки в открытых частях залива. Рыбы мелкой и частично средней категорий лучше адаптированы к прибрежным условиям, обитая в период нагула на мелководьях в распресненных водах, где наблюдаются очень резкие колебания температур воды и в среднем более высокие температуры в течение большей части вегетационного сезона.

У весенненерестующих рыб важным завершением вегетации осенью и в начале зимы является синтез белка и накопление липидов, необходимых для созревания ооцитов к очередному нерестовому сезону. У бореальных видов рыб в южных популяциях синтез липидов в значительной мере лимитируется повышенными температурами; в то же время более длительный вегетационный сезон у южных популяций рыб бореальной зоны дает возможность синтезировать структурный белок параллельно с процессами накопления желтка в ооцитах. Более высокие температуры обеспечивают возможность из белка экзогенного происхождения синтезировать «резервный» белок, поступающий в мышечные, соединительные ткани, в печень и другие органы в организме рыб и используемый в зимний период как для генеративного, так и для соматического роста. В северных популяциях рыб бореальной зоны условия короткого вегетационного сезона, завершающегося при низких температурах, приводят к пониженным темпам синтеза белка, и, напротив, к эффективному процессу жиронакопления [Лапин и др., 1985].

У охотской сельди, относящейся к северным популяциям, в притауйском районе в течение годового цикла старшевозрастные группы нагульный период с замедлением линейного роста и с достаточно накопленным количеством жира заканчивают раньше,

чем молодь. У неполовозрелой сельди этой популяции, продолжающей питание, в осенне-зимний период отмечены линейные приросты [Мельников, Кузнецова, 2002], которые возможны при поступлении белка экзогенного происхождения. У сельди зал. Петра Великого в летний период величина суточного рациона снижается по мере роста рыб, оценка интенсивности питания в июне-августе близка к таковой у сельди корфо-карагинской популяции, в то же время для сельди северной части Охотского моря известны более высокие значения интенсивности питания [Пушина и др., 2014]. В осенне-зимний период у сельди зал. Петра Великого, по нашим наблюдениям, в основном встречаются пустые желудки, интенсивность питания заметно снижена.

Если в Беринговом море для корфо-карагинской популяции тихоокеанской сельди начало приростов в разные годы наблюдается от середины июня до конца июля, и рост, как у молодых, так и у старых рыб, заканчивается в ноябре [Качина, 1981], то для сельди зал. Петра Великого, обитающей в южной части ареала, формируется более длительный сезон роста, чем в северных районах, не только по причине раннего нереста, в марте-апреле, и раннего начала нового сезона вегетации, в апреле-мае, но и в связи с растянутым окончанием периода роста от октября до декабря и, вероятно, за счет возможности накопления и использования «резервного» белка. Кроме того, в зал. Петра Великого в некоторых возрастных классах мелкой и средней категорий сельди наблюдающиеся в январе-марте приросты, вероятно, также могут происходить на основе внутренних резервов организма.

Часто (по нашим неопубликованным наблюдениям) во время осенних заходов сельди на мелководье в период сезонных перестроек прибрежных водных масс отмечается резорбция ооцитов в гонадах у самок, которая тоже может инициировать соматический рост. Изменение типичного хода годового биологического цикла отражается на структуре чешуи. Добавочный период роста и последующая его приостановка не приводят к резким изменениям скорости роста, но на чешуе образуются дополнительные кольца. В случае тотальной атрезии (резорбции) половых продуктов, добавочного времени линейного роста и, соответственно, пропуска очередного нереста также образуются дополнительные кольца на чешуе (вследствие свойственного сельди зимнего снижения интенсивности питания). У сельдевых рыб изменение длительности сезона роста и пропуск нереста под воздействием более теплой, чем обычно, воды в преднерестовый период зарегистрированы для западнобалтийской сельди *Clupea harengus tembras* [Ojaveer et al., 2015].

Определение времени формирования очередного годового кольца на чешуе и длительности периода активного линейного роста в годовом цикле позволяют выделить онтогенетические закономерности роста для мелких, средних и крупных категорий сельди зал. Петра Великого (рис. 4, 5).

По материалам 1999–2014 гг. установлено, что уже на первом году жизни формируются «медленнорастущие» и «быстрорастущие» группы сельди, различающиеся величиной приростов и длительностью интенсивного осеннего роста [Черноиванова, 2017]. Согласно расчисленным данным средний прирост длины тела на первом году составил у рыб мелкой категории 131,3 мм (удельная годовая скорость — 2,86), средней категории — 141,5 мм (удельная годовая скорость — 2,93), крупной категории — 173,1 мм (удельная годовая скорость — 3,12) (рис. 4).

На втором году годовая удельная скорость роста снизилась на порядок, т.е. почти в 10 раз, и имела близкие значения, от 0,31 у мелких и крупных рыб до 0,37 у средних (рис. 5). Снижение величины приростов на втором году, наблюдаемое у всех категорий, связано, вероятно, с одной стороны, с усилением миграционной активности, с другой — с физиологическими перестройками в организме, т.е. с началом генеративного роста, более интенсивного в возрасте двух лет у рыб мелкой категории и более растянутого на период от двух до пяти лет у рыб средней и крупной категорий.

С возрастом величина годовых приростов и удельная скорость роста всех сельдей постепенно уменьшались, но характер роста в категориях мелких, средних и крупных

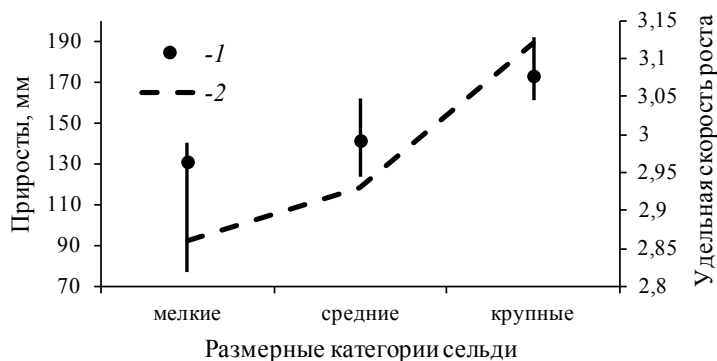


Рис. 4. Средние значения линейных годовых приростов (1), их варьирование (вертикальная линия) и удельная скорость роста (2) на первом году жизни сельди зал. Петра Великого для размерных категорий мелких, средних и крупных рыб

Fig. 4. Average annual gains of body length and their variations (1) and specific growth rate in the first year of life (2) for small-, medium-, and large-sized pacific herring in Peter the Great Bay

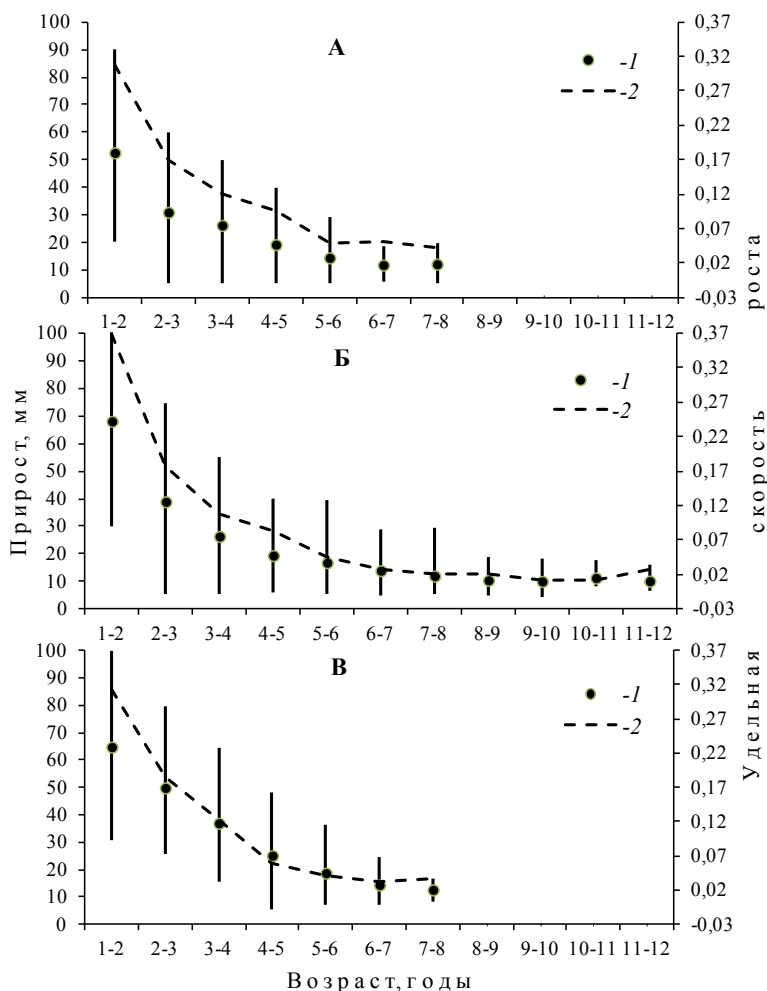


Рис. 5. Средние значения линейных годовых приростов (1), их варьирование и удельная годовая скорость роста (2) в возрастных классах сельди зал. Петра Великого для категорий мелких (А), средних (Б) и крупных (В) рыб (по данным обратных расчислений)

Fig. 5. Average annual gains of body length and their variations (1) and specific growth rate in the first year of life (2) for small- (A), medium- (B), and large-sized (V) pacific herring in Peter the Great Bay, by age classes (inverse calculation)

рыб различался (рис. 5). На третьем году наименьшей скоростью роста отличались рыбы средней категории, в большинстве созревающие в возрасте трех лет. Если на третьем и четвертом годах сельди крупной категории были самыми быстрорастущими, то на пятом году снижение годовой скорости роста в крупной категории оказалось наиболее заметным, что свидетельствует об активном половом созревании рыб в этом годовом классе. На шестом году установилась примерно равная скорость роста для всех категорий сельди. В последующие годы жизни скорость роста постепенно снижалась, при этом медленнее всего росли сельди средней категории, имеющие наиболее продолжительный 12-летний жизненный цикл. Отметим, что «стартовые» различия длины тела, сформированные на первом году жизни, сохраняются в онтогенезе.

На фоне обычной для рыб закономерности постепенного снижения темпа роста с возрастом у сельди зал. Петра Великого в возрастных классах выделялись группы рыб, у которых годовой прирост в последующем возрасте оказался больше предыдущего, младшего. В рассматриваемых нами выборках такие группы рыб присутствовали во всех возрастных классах, их доля варьировала от 2,9 до 26,0 %. Увеличение удельной годовой скорости роста относительно средних значений изменялось в 1,1–1,6 раза, в абсолютном выражении приросты превышали средние значения на 1,2–15,8 мм за год (см. таблицу).

Доля (n, %) сельди зал. Петра Великого с превосходящей годовой скоростью роста в возрастном классе t по сравнению с предыдущим (t–1) и соотношение скорости роста C_{tn} этой группы особей со средней скоростью роста C_t в соответствующих возрастных классах t
Portion (number, %) of fish with the annual growth rate above the growth rate in previous year, by age groups, and the ratio of mean growth rate of these fish to the mean growth rate of entire age group for each age of pacific herring in Peter the Great Bay

Категория рыб	Показатель	Возрастные классы (t)						
		2–3	3–4	4–5	5–6	6–7	7–8	8–9
Мелкие	n, %	11,3	14,1	12,9	10,7	3,8	–	–
	C_{tn}/C_t	1,3	1,1	1,1	1,1	1,6	–	–
Средние	n, %	7,7	7,7	7,7	12,6	26,0	5,8	2,9
	C_{tn}/C_t	1,2	1,2	1,5	1,1	1,6	1,6	1,5
Крупные	n, %	25,1	12,7	9,5	14,2	21,8	6,4	–
	C_{tn}/C_t	1,2	1,3	1,4	1,5	1,1	1,2	–

Формирование относительно быстро растущих группировок сельди в зал. Петра Великого в одновозрастных классах происходит, вероятно, на основе возможности части рыб иметь более длительный период вегетации в связи с благоприятными локальными условиями или за счет внутренних резервов (накопления «резервного» белка, пропуска очередного нереста). Ускорение темпа роста в отдельные годы в течение онтогенеза отмечено для некоторых поколений корфо-карагинской сельди, как правило, в периоды снижения численности стада и, соответственно, в условиях улучшения кормовой базы [Качина, 1967]. Отличие подобных явлений для сельди зал. Петра Великого заключается в том, что на фоне современного низкого уровня запасов практически в каждом поколении сельди выделяются группы рыб, имеющие более высокие приросты в последующие годы онтогенеза по сравнению с предыдущими.

Известно, что длительность периода интенсивного роста для всех онтогенетических групп у рыб согласована с экологическими факторами, особенно с сезонной ритмикой термических условий [Бретт, 1983; Вдовин и др., 2022; и др.]. В зал. Петра Великого ежегодно отдельные скопления сельди, перемещаясь, некоторое время обитают в районах с различным гидрологическим режимом, изменчивость и нестабильность которого высока, особенно в прибрежных зонах [Зуенко, 2008]. Локальные условия во многом могут определять внутрипопуляционную изменчивость длительности сезона вегетации, сроков формирования годовых колец на регистрирующих структурах и темпа роста сельди в онтогенезе.

Заключение

Начало зоны роста на чешуе сельди зал. Петра Великого отмечается в апреле-мае, сроки образования очередного годового кольца растянуты во времени от октября до января. В течение сезона во всех возрастных классах формируются группы рыб с различной длительностью вегетации.

Новый фенологический сезон активного соматического роста для сельди зал. Петра Великого начинается в апреле-мае, наибольшие приросты приходятся на вторую половину лета и начало осени и в основном завершаются к ноябрю-декабрю. В течение сезона формируются группы рыб с окончанием активного роста в сентябре-октябре и группы рыб, имеющие заметный рост в ноябре-декабре, а в отдельных случаях и в январе-марте.

Наблюдаемые вариации в длительности вегетации у сельди зал. Петра Великого, вероятно, могут быть связаны с условиями обитания в период нагула. Категория крупной сельди в заливе наиболее соответствует экологической форме морских сельдей, совершающих длительные миграции в периоды нагула и зимовки в открытых частях залива. У старшевозрастных рыб в крупной категории сельдей сезон вегетации завершается к декабрю, отчетливое годовое кольцо формируется в декабре, и в зимние месяцы приростов не наблюдается. Сельди категорий мелких и частично средних рыб лучше адаптированы к прибрежным условиям, обитая в период нагула на мелководьях в распресненных водах, где наблюдаются очень резкие колебания температур воды и в среднем более высокие температуры в течение большей части фенологического сезона. Среди сельдей мелкой и средней категорий отмечается мозаичная картина продолжительности вегетационного сезона роста и срока образования годового кольца на чешуе.

Для сельди зал. Петра Великого, обитающей в южной части ареала, формируется более длительный сезон роста, чем в северных районах, не только по причине ранних сроков нереста и начала нового сезона роста, но и в связи с растянутым окончанием периода роста.

В онтогенезе наибольшими приростами длины тела и удельной годовой скоростью характеризуется рост на первом и втором годах жизни, при этом годовая скорость роста на втором году снижается относительно первого года на порядок. С возрастом величина годовых приростов и удельная скорость роста всех сельдей постепенно уменьшается, но характер роста для категорий мелких, средних и крупных рыб различается. Кроме «стартовых» различий длины тела, полученных на первом году жизни, увеличение изменчивости размеров сельди в одновозрастных классах в первые годы жизни происходит в зависимости от вариаций возраста наступления половозрелости, в старшевозрастных группах размерное разнообразие формируется из-за ускорения роста части особей поколения.

Формирование относительно быстрорастущих группировок в одновозрастных классах происходит, вероятно, на основе возможности части рыб иметь более длительный период вегетации в связи с благоприятными локальными условиями или за счет внутренних резервов организма.

Благодарности (ACKNOWLEDGEMENTS)

Автор благодарит ведущего научного сотрудника к.б.н. А.Н. Вдовина за конструктивные замечания при подготовке рукописи.

The author thanks the leading researcher, Ph.D. A.N. Vdovin for his constructive comments during the study and the manuscript writing.

Финансирование работы (FUNDING)

Исследование не имело спонсорской поддержки.

The study had no sponsor funding.

Соблюдение этических стандартов (COMPLIANCE WITH ETHICAL STANDARDS)

Все приемлемые национальные, институциональные и международные этические принципы соблюдены.

All acceptable national, institutional and international ethical principles are observed.

Список литературы

- Амброз А.И.** Сельдь (*Clupea harengus pallasii* C. V.) залива Петра Великого : Изв. ТИРХ. — 1931. — Т. 6. — 313 с.
- Бретт Д.Р.** Глава 5. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. — С. 275–345.
- Вдовин А.Н., Бойко В.М., Четырбоцкий А.Н.** Динамика роста желтополосой камбалы *Pseudopleuronectes herzensteini* (Pleuronectidae) // Вопр. рыб-ва. — 2022. — Т. 23, № 1. — С. 62–73. DOI: 10.36038/0234-2774-2022-23-1-62-73.
- Дгебуадзе Ю.Ю.** Экологические закономерности изменчивости роста рыб : моногр. — М. : Наука, 2001. — 276 с.
- Дружинин А.Д.** Материалы по биологии анивской сельди // Изв. ТИНРО. — 1957. — Т. 44. — С. 13–38.
- Зуенко Ю.И.** Промысловая океанология Японского моря : моногр. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — 227 с.
- Ившина Э.Р.** Основные черты биологии и современное состояние запасов сельди (*Clupea pallasii* Valenciennes, 1847) юго-западного Сахалина : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 2008. — 19 с.
- Казанский Б.Н.** Закономерности гаметогенеза и экологическая пластичность размножения рыб // Экологическая пластичность половых циклов и размножения рыб. — Л. : ЛГУ, 1975. — С. 3–32.
- Качина Т.Ф.** Рост корфо-карагинской сельди и время закладки годового кольца // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 57. — С. 142–153.
- Качина Т.Ф.** Сельдь западной части Берингова моря : моногр. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1981. — 121 с.
- Козлов Б.М.** Биология и промысел сельди в северной части Татарского пролива // Изв. ТИНРО. — 1968. — Т. 65. — С. 3–11.
- Лапин В.И., Лапина Н.Н., Шатуновский М.И.** Закономерности внутривидовой изменчивости обменных процессов и характера воспроизводства у рыб // Особенности репродуктивных циклов у рыб в водоемах разных широт. — М. : Наука, 1985. — С. 65–77.
- Мельников И.В., Кузнецова Н.А.** Особенности формирования скопления охотской сельди в Притауйском районе в сентябре 1998 и 1999 гг. // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 1159–1170.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.** Рост животных: анализ на уровне организма : моногр. — М. : Наука, 1976. — 291 с.
- Науменко Н.И.** Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока : моногр. — Петропавловск-Камчатский : Камчат. печат. двор, 2001. — 330 с.
- Науменко Н.И.** О росте тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Valenciennes (Clupeidae) // Исслед. водн. биол. ресурсов Камчатки и сев.-зап. части Тихого океана. — 2002. — Вып. 6. — С. 67–74.
- Поляков Г.Д.** Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб : моногр. — М. : Наука, 1975. — 158 с.
- Посадова В.П.** Межгодовая изменчивость нерестовых подходов сельди залива Петра Великого // Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток : ТИНРО, 1985. — С. 22–29.
- Посадова В.П.** Состояние запасов и структура популяции сельди залива Петра Великого : отчет о НИР (промежуточ.) / ТИНРО. № ГР 01880073029; Инв. № 22028. — Владивосток, 1995. — 26 с.
- Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.
- Правоторова Е.П.** Некоторые данные по биологии гижигинско-камчатской сельди в связи с колебанием ее численности и изменением ареала нагула // Изв. ТИНРО. — 1965. — Т. 59. — С. 102–128.
- Пушина О.И., Соломатов С.Ф., Борисов Б.М.** Особенности питания тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*, минтая *Theragra chalcogramma* и южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* в зал. Петра Великого (Японское море) в летний период // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 189–200.

Рикер У.Е. Количественные показатели и модели роста рыб // Биоэнергетика и рост рыб. — М. : Лег. и пищ. пром-сть, 1983. — С. 346–402.

Смирнов А.А. Гижигинско-камчатская сельдь : моногр. — Магадан : МагаданНИРО, 2009. — 149 с.

Тюрнин Б.В. Структура нерестовой популяции сельди северо-западной части Охотского моря, ее динамика и биологические основы прогнозирования улова : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Владивосток : ТИНРО, 1975. — 23 с.

Черноиванова Л.А. Динамика показателей линейного роста сельди *Clupea pallasii* залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиол. — 2020. — Т. 60, № 2. — С. 183–191. DOI: 10.31857/S0042875220020046.

Черноиванова Л.А. К методике проведения обратных расчислений линейных размеров сельди *Clupea pallasii* Val. залива Петра Великого (Японское море) // Природные ресурсы, их современное состояние, охрана, промысловое и техническое использование : мат-лы 6-й Всерос. науч.-практ. конф. — Петропавловск-Камчатский : КамчатГТУ, 2015. — Ч. 1. — С. 154–159.

Черноиванова Л.А. Рост молоди сельди *Clupea pallasii* залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. ихтиол. — 2017. — Т. 57, № 3. — С. 282–289. DOI: 10.7868/S0042875217020059.

Черноиванова Л.А., Ким Л.Н. Дифференциация по размерам в одновозрастных классах сельди *Clupea pallasii* Val. залива Петра Великого (Японское море) // Морские биологические исследования: достижения и перспективы : сб. мат-лов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции. — Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2016. — Т. 3. — С. 475–478.

Ojaveer H., Tomkiewicz J., Arula T., Klais R. Female ovarian abnormalities and reproductive failure of autumn-spawning herring (*Clupea harengus membras*) in the Baltic Sea // ICES J. Mar. Sci. — 2015. — Vol. 72, Iss. 8. — P. 2332–2340. DOI: 10.1093/icesjms/fsv103.

References

Ambrose, A.I., The herring (*Clupea harengus pallasii* C. V.) of Peter the Great Bay, *Izv. Tikhookeanskogo Nauchnyogo Instituta Rybnogo Khozyaystva*, 1931, vol. 6.

Brett, J.R., Environmental factors and growth, in *Fish Physiology*, vol. 8: *Bioenergetics and Growth*, Hoar, W.S., Randall, D.J., Brett, J.R., Eds., New York: Academic Press, 1979, vol. 10, pp. 599–675.

Vdovin, A.N., Boyko, V.M., and Chetyrbotsky, A.N., Growth dynamics of yellow-striped flounder *Pseudopleuronectes herzensteini* (Pleuronectidae), *Vopr. Rybolov.*, 2022, vol. 23, no. 1, pp. 62–73. doi 10.36038/0234-2774-2022-23-1-62-73

Dgebuadze, Yu.Yu., *Ekologicheskiye zakonomernosti izmenchivosti rosta ryb* (Ecological aspects of fish growth variability), Moscow: Nauka, 2001.

Druzhinin, A.D., Materials on the biology of Aniv herring, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1957, vol. 44, pp. 13–38.

Zuenko, Yu.I., *Promyslovaya okeanologiya Yaponskogo morya* (Fisheries Oceanography of the Japan Sea), Vladivostok: TINRO-Tsentr, 2008.

Ivshina, E.R., The main features of biology and the current state of stocks of herring (*Clupea pallasii* Valenciennes, 1847) in southwestern Sakhalin, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Yuzhno-Sakhalinsk: SakhNIRO, 2008.

Kazanskiy, B.N., Patterns of gametogenesis and ecological plasticity of fish reproduction, in *Ekologicheskaya plastichnost' polovykh tsiklov i razmnozheniya ryb* (Ecological plasticity of sex cycles and fish reproduction), Leningrad: Leningrad. Gos. Univ., 1975, pp. 3–32.

Kachina, T.F., The growth of Korfo-Karagin herring and the time of laying the annual ring, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1967, vol. 57, pp. 142–153.

Kachina, T.F., *Herring of the western part of the Bering Sea* (Sel'd' zapadnoy chasti Beringova morya), Moscow: Legkaya i Pishchevaya Promyshlennost', 1981.

Kozlov, B.M., Biology and herring fishing in the northern part of the Tatar Strait, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1968, vol. 65, pp. 3–11.

Lapin, V.I., Lapina, N.N., and Shatunovsky, M.I., Patterns of intraspecific variability of metabolic processes and reproduction patterns in fish, in *Osobennosti reproduktivnykh tsiklov u ryb v vodoyemakh raznykh shirot* (Features of reproductive cycles in fish in reservoirs of different latitudes), Moscow: Nauka, 1985, pp. 65–77.

Melnikov, I.V. and Kuznetsova, N.A., Features of herring concentration in the northern Okhotsk Sea in September of 1998 and 1999, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2002, vol. 130, pp. 1159–1170.

- Mina, M.V. and Klevezal', G.A.,** *Rost zhivotnykh: analiz na urovne organizma* (Animal Growth: An Analysis on the Level of Organism), Moscow: Nauka, 1976.
- Naumenko, N.I.,** *Biologiya i promysel morskikh sel'dei Dal'nego Vostoka* (Biology and Harvesting of Sea Herring in the Far East), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatsky Pechatny Dvor, 2001.
- Naumenko, N.I.,** On the growth of Pacific herring *Clupea pallasii* Valenciennes (Clupeidae), *Issled. Vodn. Biol. Resur. Kamchatki Sev.-Zapadn. Chasti Tikhogo Okeana*, 2002, vol. 6, pp. 67–74.
- Polyakov, G.D.,** *Ekologicheskiye zakonomernosti populyatsionnoy izmenchivosti ryb* (Ecological patterns of fish population variation), Moscow: Nauka, 1975.
- Posadova, V.P.,** Interannual variability in the spawning of herring in the gulf of Peter the Great Bay, in *Sel'devyye severnoy chasti Tikhogo okeana* (Herring of the North Pacific Ocean), Vladivostok: TINRO, 1985, pp. 22–29.
- Posadova, V.P.,** *Otchet Nauchno-Issled. Rab. "Sostoyaniye zapasov i struktura populyatsii sel'di zaliva Petra Velikogo"* (Res. Rep. "Status of stocks and population structure of the herring population of Peter the Great Bay"), Available from TINRO-Tsentr, 1995, Vladivostok, no. GR 01880073029; inv. no. 22028.
- Pravdin, I.F.,** *Rukovodstvo po izucheniyu ryb* (Guide to the Study of Fish), Moscow: Pishchevaya Promyshlennost', 1966.
- Pravotorova, E.P.,** Some data on the biology of the Gizhiga–Kamchatka herring due to the fluctuation of its number and the change in the feeding range, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 1965, vol. 59, pp. 102–128.
- Pushchina, O.I., Solomatov, S.F., and Borisov, B.M.,** Features of feeding for pacific herring *Clupea pallasii*, walleye pollock *Theragra chalcogramma*, and arabesque greenling *Pleurogrammus azonus* in Peter the Great Bay (Japan Sea) in summer season, *Izv. Tikhookean. Nauchno-Issled. Inst. Rybn. Khoz. Okeanogr.*, 2014, vol. 176, pp. 189–200.
- Ricker, W.E.,** Quantitative indicators and models of fish growth, in *Fish Physiology*, vol. 8: *Bioenergetics and Growth*, Hoar, W.S., Randall, D.J., Brett, J.R., eds, New York: Academic Press, 1979, vol. 10.
- Smirnov, A.A.,** *Gizhiginsko-kamchatskaya sel'd'* (The Gizhigin-Kamchatka Herring), Magadan: MagadanNIRO, 2009.
- Turnin, B.V.,** Structure of the spawning population of herring in the northwestern part of the Sea of Okhotsk, its dynamics and biological basis for predicting catch, *Extended Abstract of Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*, Vladivostok: TINRO, 1975.
- Chernoivanova, L.A.,** Dynamics of linear growth rate in herring, *Clupea pallasii*, from Peter the Great Bay, Sea of Japan, *J. Ichthyol.*, 2020, vol. 60, no. 2, pp. 280–288. doi 10.1134/S0032945220020046
- Chernoivanova, L.A.,** To the method of back calculation of length of herring *Clupea pallasii* Val. in Peter the Great Bay (the Japan Sea), in *Mater. 6-y Vseross. Nauchno-Pract. Konf. "Prirodnye resursy, ikh sovremennoe sostoyanie, okhrana, promyslovoye i tekhnicheskoye ispol'zovanie"* (Proc. 6th All-Russ. Sci.-Pract. Conf. "Natural Resources, Their Current State, Conservation, and Commercial and Technical Use"), Petropavlovsk-Kamchatsky: Kamchatskii Gos. Tekh. Univ., 2015, part 1, pp. 154–159.
- Chernoivanova, L.A.,** Growth of young Pacific herring *Clupea pallasii* of Peter the Great Bay (Sea of Japan), *J. Ichthyol.*, 2017, vol. 57, no. 3, pp. 372–379. doi 10.1134/S0032945217020047
- Chernoivanova, L.A. and Kim, L.N.,** Size differentiation in even-aged classes of herring *Clupea pallasii* Val. in Peter the Great Bay (Japan Sea), *Marine Biological Research: achievements and perspectives: Proceedings of All-Russian Scientific-Practical Conference with International Participation dedicated to the 145th anniversary of Sevastopol Biological Station*, Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika, 2016, vol. 3, pp. 475–478.
- Ojaveer, H., Tomkiewicz, J., Arula, T., and Klais, R.,** Female ovarian abnormalities and reproductive failure of autumn-spawning herring (*Clupea harengus membras*) in the Baltic Sea, *ICES J. Mar. Sci.*, 2015, vol. 72, no. 8, pp. 2332–2340. doi 10.1093/icesjms/fsv103

Поступила в редакцию 23.03.2023 г.

После доработки 15.05.2023 г.

Принята к публикации 30.05.2023 г.

The article was submitted 23.03.2023; approved after reviewing 15.05.2023;
accepted for publication 30.05.2023