

## БИОЛОГИЯ ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.533.1(264.54)

### ПОПУЛЯЦИОННАЯ ПЛОДОВИТОСТЬ СЕЛЬДИ *CLUPEA PALLASII* ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО (ЯПОНСКОЕ МОРЕ)

© 2011 г. Л.А. Черноиванова

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,  
Владивосток 690950

Поступила в редакцию 13.10.2009 г.

Окончательный вариант получен 15.04.2010 г.

Рассмотрены репродуктивные параметры, формирующие величину популяционной плодовитости сельди *Clupea pallasii* зал. Петра Великого, и их связь с динамикой численности этой популяции за период 1919-2007 гг. Показана зависимость репродуктивного потенциала популяции от относительной численности каждого возрастного класса, длительности генеративного периода, темпа полового созревания производителей. Приводится сопоставление численности пополнения с величиной популяционной плодовитости и определены «стартовый уровень» популяционной плодовитости и объема родительского стада, необходимые для получения урожайных поколений в благоприятных условиях выживания.

**Ключевые слова:** сельдь, популяционная плодовитость, репродуктивные показатели, нерестовое стадо, численность.

## ВВЕДЕНИЕ

Величина популяционной плодовитости является одной из характеристик репродуктивного потенциала отдельных популяций рыб, взаимосвязана с колебаниями уровня запасов и нередко используется для определения численности половозрелых рыб, необходимой для появления многочисленного потомства при благоприятных условиях. Анализ относительных и удельных показателей популяционной плодовитости, скорости воспроизводства позволяет установить особенности репродуктивной стратегии популяции и оценить ее производственные возможности за ряд лет (Ивлев, 1953; Иогансен, 1955, цит. по Анохиной, 1969; Никольский, 1974; Поляков, 1975; Серебряков и др., 1984; Науменко, 2001).

Специфика динамики численности популяции сельди *Clupea pallasii* зал. Петра Великого заключается в том, что высокий уровень запасов существует непродолжительное время. В межгодовом аспекте наблюдается значительная вариабельность следующих параметров структуры этой популяции: среднего возраста, темпа роста, скорости генеративного созревания особей и урожайности отдельных поколений (Гаврилов, Посадова, 1982; Вдовин, Черноиванова, 2006).

Задача настоящей работы состоит в том, чтобы выяснить функциональную структуру популяционной плодовитости и определить ее уровень, достаточный для формирования урожайных поколений сельди залива Петра Великого.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве исходного материала были использованы архивные биостатистические данные ТИНРО-Центра по нерестовой сельди зал. Петра Великого за период 1919-2003 гг., которые привлекались нами ранее (Вдовин, Черноиванова, 2006) и дополнены наблюдениями в нерестовые сезоны 2004-2007 гг. Количественную оценку биомассы нерестового запаса и численности поколений проводили на основе биостатистического метода (Бойко, 1934; Рикер, 1979;

Малкин, 1999). Ранжирование поколений по численности соответствовало традиционному подходу, основанному на уровнях кратности.

Популяционная плодовитость  $E_n$  определена как общее число зрелых икринок, продуцируемое самками в течение нерестового сезона  $n$  (Анохина, 1969; Науменко, 2001):

$$E_n = \sum_{j=1}^i E_t \times N_t \times m_t \times f_t \quad (1)$$

где  $i$  – возраст впервые созревающей сельди,  $j$  – возраст старшего возрастного класса производителей,  $E_t$  – средняя индивидуальная плодовитость самок возрастного класса  $t$ ,  $N_t$  – численность сельди возрастного класса  $t$ ,  $m_t$  – доля половозрелых рыб возрастного класса  $t$ ,  $f_t$  – доля самок в возрастном классе  $t$ .

При расчетах величины  $E_n$  учитывали среднестатистические значения индивидуальной абсолютной плодовитости самок сельди каждого возрастного класса (Черноиванова, 2005).

Показатель популяционной плодовитости самок  $R_n$ , указывающий среднее количество икринок, отложенных одной самкой в нерестовом сезоне  $n$ , рассчитывали по формуле:

$$R_n = \sum_{j=1}^i E_t / N_t \times m_t \times f_t \quad (2)$$

где  $i$  – возраст впервые созревающей сельди в нерестовом сезоне  $n$ ,  $j$  – возраст старшего возрастного класса самок в нерестовом сезоне  $n$ ,  $E_t$  – средняя индивидуальная плодовитость самок возрастного класса  $t$  в нерестовом сезоне  $n$ ,  $N_t$  – численность сельди возрастного класса  $t$  в нерестовом сезоне  $n$ ,  $m_t$  – доля половозрелых рыб возрастного класса  $t$  в нерестовом сезоне  $n$ ,  $f_t$  – доля самок в возрастном классе  $t$ .

Для характеристики динамики генеративного потенциала поколений-производителей сельди зал. Петра Великого мы использовали величину, определяющую среднее число икринок, продуцируемое одной самкой за время существования поколения  $x$  – коэффициент воспроизводства  $F_x$  (Риклефс, 1979; Бигон и др., 1989), или удельную продукцию икры (УПИ) на среднестатистическую самку поколения  $x$  (Науменко, 2001):

$$F_x = \sum N_t \times m_t \times f_t \times E_t \quad (3)$$

где  $N_t$  – численность рыб в возрасте  $t$  (минимальный возраст составляет 2 года),  $m_t$  – доля зрелых рыб в возрасте  $t$ ,  $f_t$  – доля самок в возрасте  $t$ ,  $E_t$  – средняя индивидуальная плодовитость одной самки в возрасте  $t$ .

Соотношение полов в половозрелой части популяции сельди зал. Петра Великого соответствует 1:1, доля самок 0,5.

Потенциальная годовая скорость роста численности популяции рассчитывалась по формуле (Риклефс, 1979):

$$\lambda = F_x^{1/T_{cp}} \quad (4)$$

где  $\lambda$  – потенциальное приращение численности за единицу времени (год) в пересчете на одну особь поколения  $x$ ,  $F_x$  – коэффициент воспроизводства поколения  $x$ ,  $T_{cp}$  – средний возраст производителей поколения  $x$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Количественно популяционная плодовитость рыб определяется численностью нерестовой части популяции и индивидуальной абсолютной плодовитостью самок (Анохина, 1969). По нашим данным, величина популяционной плодовитости  $E_n$  сельди зал. Петра Великого изменялась в соответствии с динамикой численности нерестового запаса, положительная связь характеризовалась коэффициентом корреляции, равным 0,98 (рис. 1А). Корреляция не всегда оставалась высокой и зависела от варьирования индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) в пределах возрастных классов. Кроме того, в некоторые промежутки времени, например, в фазах максимального запаса – 1923-1926 гг. ( $r=-0,78$ ), 1955-1958 гг. ( $r=0,33$ ), 1978-1981 гг. ( $r=0,46$ ) и в период низкой численности 2002-2005 гг. ( $r=0,37$ ), зависимость была заметно ослаблена при быстром изменении среднего возраста по причине, как старения, так и омоложения нерестовой части популяции. Отрицательная корреляция в 1923-1926 гг. в период наивысших значений численности и популяционной плодовитости обусловлена последовательным увеличением доли высокоплодовитых старшевозрастных самок сельди и небольшим снижением общей численности.

Средний возраст производителей достоверно положительно коррелировал ( $r=0,94$ ) с динамикой показателя популяционной плодовитости  $R_n$ , что обусловлено повышением ИАП самок сельди с увеличением возраста и, соответственно, размеров тела рыб (рис. 1Б). В популяции сельди зал. Петра Великого в период с 1920 по 2007 гг.  $R_n$  варьировал от 34 до 106,3 тыс. икринок.

В фазах роста численности (1914-1922 гг., 1951-1954 гг., 1975-1978 гг.), когда отмечается снижение среднего возраста по причине вступления в нерестовую часть популяции рекрутов урожайных поколений (Вдовин, Черноиванова, 2006), основную долю  $E_n$  формировали молодые самки сельди с низкой начальной ИАП и  $R_n$  имел относительно невысокие значения. В фазах максимального запаса (1923-1926 гг., 1955-1958 гг., 1979-1982 гг.) на фоне многовозрастной структуры показатели среднего возраста и популяционной плодовитости  $R_n$  повышались. В фазах резкого снижения численности и суммарной  $E_n$  (1927-1930 гг., 1958-1960 гг., 1983-1985 гг.), когда преобладают старшевозрастные особи с высокой ИАП,  $R_n$  достигал наибольших значений (примерно в 1,5 раза выше, чем в начальных фазах роста численности).

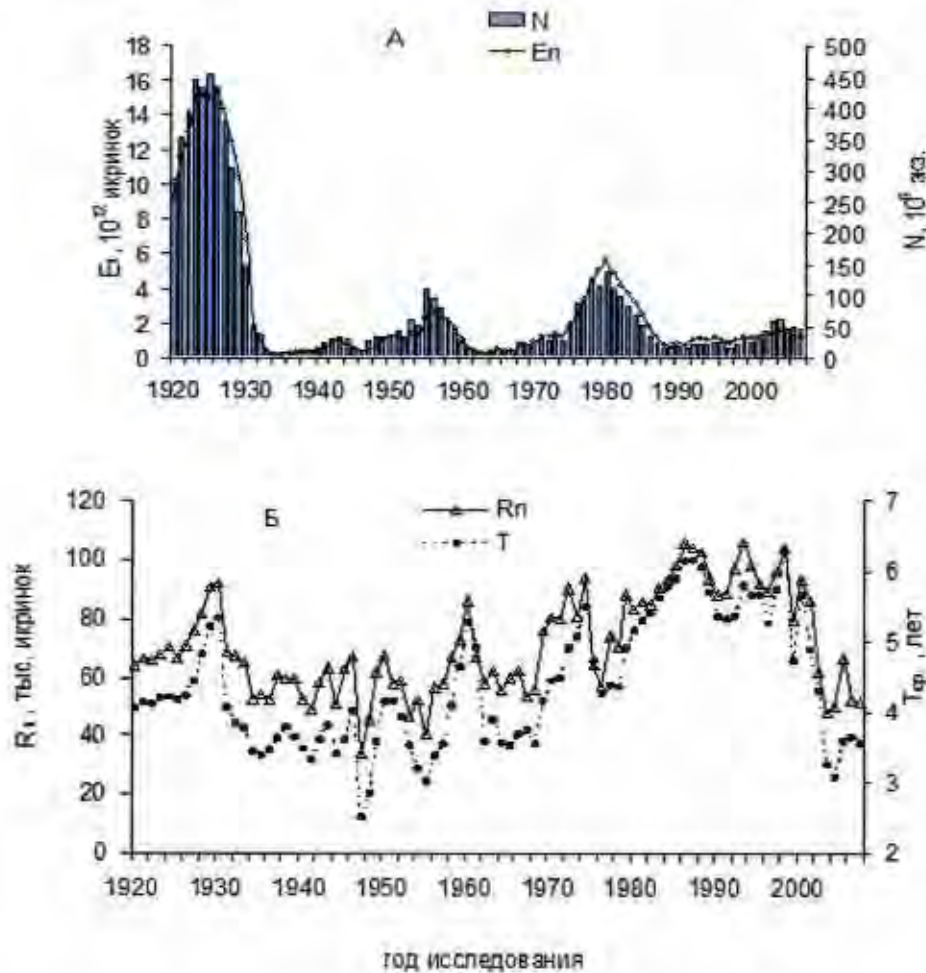
В периоды низкого уровня численности динамика  $R_n$  также соответствовала изменениям среднего возраста производителей, увеличиваясь за счет преобладания старших возрастных групп. Так, высокие значения  $R_n$  отмечены в 1986-1998 гг., когда воспроизводство обеспечивалось многовозрастной структурой запаса, сложившейся на основе сельдей старших возрастов 1975-1986 гг. рождения.

Таким образом, величина нерестового запаса определяет абсолютные значения  $E_n$ , а показатель популяционной плодовитости  $R_n$  зависит от относительной численности производителей каждого возрастного класса в нерестовом сезоне  $n$ .

Известно, что возрастные классы сельди, составляющие нерестовую часть популяции в разные годы, отличаются не только уровнем численности, но и темпом полового созревания, продолжительностью генеративного периода, динамикой выживания и плодовитости в онтогенезе (Гаврилов, Посадова, 1982; Науменко, 2001; Вдовин, Черноиванова, 2006). Показателем репродуктивного потенциала



популяции, учитывающим перечисленные признаки, специфичные для каждого поколения, является коэффициент воспроизводства  $F_x$  (Риклефс, 1979; Бигон и др., 1989), или удельная продукция икры на среднестатистическую самку поколения  $x$  (Науменко, 2001).



**Рис. 1.** А – популяционная плодовитость  $E_n$  и численность  $N$  нерестовой части популяции сельди зал. Петра Великого; Б – показатель популяционной плодовитости  $R_n$  и средний возраст производителей  $T_{sp}$  в нерестовом сезоне  $n$ .

**Fig. 1.** А – population fecundity  $E_n$  and spawning stock abundance  $N$  of herring in Peter the Great Bay; Б – index of population fecundity  $R_n$  and mean age of spawners  $T_{sp}$  during spawning season  $n$ .

В популяции сельди зал. Петра Великого в поколениях 1919-2001 гг. рождения коэффициент воспроизводства  $F_x$  варьировал от 14,2 тыс. до 245,8 тыс. икринок (среднее значение – 88,8 тыс. икринок) (рис. 2, табл. 1). Наибольшей величиной удельной продукции икры характеризовались годовые классы 1965-1989 гг. рождения – 111,5-245,8 тыс. икринок (в среднем, 160,8 тыс. икр.). Число лет, в течение которых данные генерации участвовали в нересте, было максимальным – 6,3-10,2 лет (в среднем 8,7), также как и возраст впервые созревающих особей 2,0-3,04 лет (в среднем 2,6). В 1974-1984 гг. поколения-производители сельди с длительным генеративным периодом сформировали высокий уровень запаса, среднее значение  $F_x$  в эти годы составило 165,5 тыс. икринок.

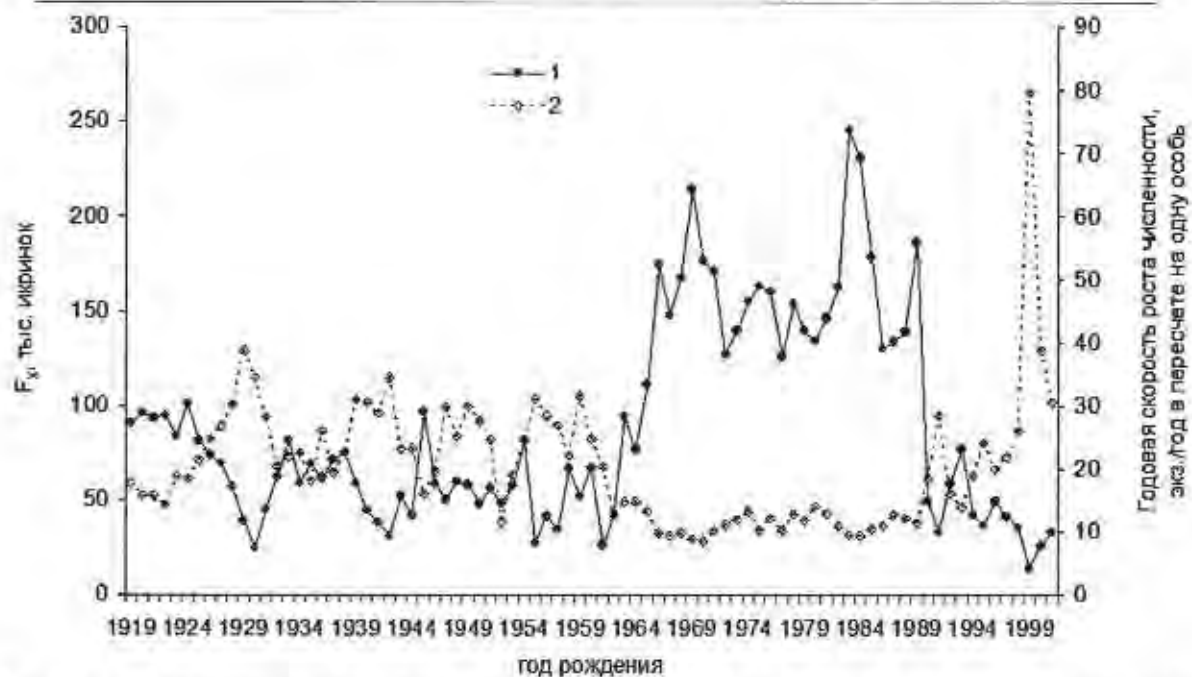


Рис. 2. Коэффициент воспроизводства  $F_x$  (1) и потенциальная годовая скорость роста численности популяции  $\lambda$  (2) сельди зал. Петра Великого.

Fig. 2. Reproduction rate  $F_x$  (1) and potential rate of annual increase of herring abundance  $\lambda$  (2) in Peter the Great Bay.

Таблица 1. Показатели репродуктивного потенциала поколений-производителей сельди зал. Петра Великого.

Table 1. Reproductive features of herring generations-spawners in Peter the Great Bay.

Год рожд. поколений	$F_x$ , тыс. икр.	$T_{\text{ср.}}$ , годы	$T_{\text{макс.}}$ , годы	$T_{\text{позр.}}$ , годы	$T$ , годы	$\lambda$ , экз./год
1919-1925	91,7 (81,4-101,1)	4,0 (3,7-4,3)	9,3 (8-11)	2,3	7,0 (5,7-8,7)	17,5 (14,3-21,4)
1926-1964	56,6 (24,7-96,8)	3,5 (2,9-4,4)	8,3 (6-10)	2,2 (2,0-2,3)	6,1 (4,0-9,0)	24,7 (11,6-38,7)
1965-1989	160,8 (111,5-245,8)	5,0 (4,5-5,6)	11,3 (9-13)	2,6 (2,0-3,04)	8,7 (6,3-10,2)	11,1 (8,5-13,3)
1990-2001	41,5 (14,2-76,9)	3,3 (2,2-3,9)	7,3 (5-10)	2,2 (2,0-2,8)	5,1 (2,2-8)	28,1 (14,0-79,6)

Примечание: средние значения и пределы вариаций (в скобках):  $F_x$  – коэффициент воспроизводства,  $T_{\text{ср.}}$  – средний возраст генерации,  $T_{\text{макс.}}$  – максимальный возраст производителей,  $T_{\text{позр.}}$  – средний возраст половозрелости,  $T$  – длительность генеративного периода,  $\lambda$  – потенциальная удельная скорость увеличения популяции.

Note: averages values and variability limits (in parentheses):  $F_x$  – reproduction rate,  $T_{\text{ср.}}$  – mean age of spawners,  $T_{\text{макс.}}$  – maximum age of spawners,  $T_{\text{позр.}}$  – mean age at maturation,  $T$  – generative period,  $\lambda$  – potential relative rate of increase in abundance.

Коэффициент воспроизводства  $F_x$  в основном несколько превышающий средний уровень – 81,4-101,1 тыс. икринок (в среднем 91,7), отмечен у поколений сельди 1919-1925 гг. рождения в период очень высокого для данной популяции сельди запаса. Генеративный период представителей этих когорт продолжался 5,7-8,7 лет (в среднем 7,0), возраст половозрелости составил 2,3 года.

У поколений-производителей 1926-1964 гг. рождения одна среднестатистическая самка продуцировала на протяжении жизни от 24,7 до 96,8 тыс.

икринок, в том числе и в генерациях периода вспышки численности в середине 50-х гг. XX столетия, когда  $F_x$  составлял в среднем 51,6 тыс. икринок. Генеративный период длился у разных годовых классов указанных лет от 4 до 9 лет (в среднем 6,1), возраст половозрелости изменялся от 2 до 2,3 лет (в среднем 2,2).

В 1990-2001 гг. появлялись поколения с наименьшими показателями репродуктивной способности: коэффициент воспроизводства варьировал от 14,2 до 76,9 тыс. икринок (в среднем 41,5), продолжительность генеративного периода от 2,2 до 8 лет (в среднем 5,1), возраст наступления половозрелости от 2 до 2,8 лет (в среднем 2,2).

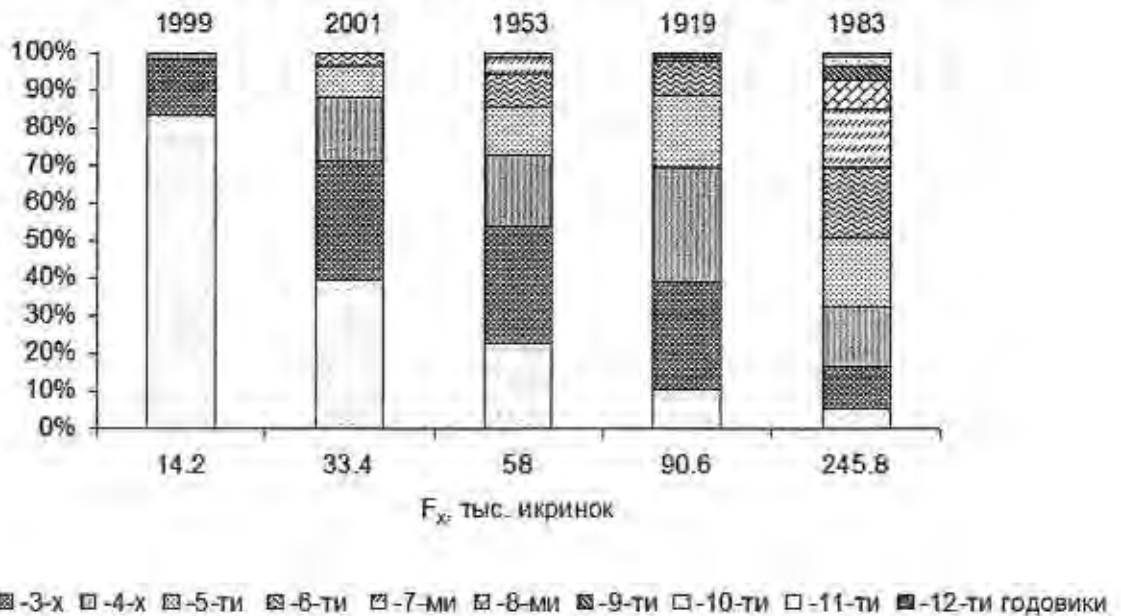
В популяции сельди зал. Петра Великого коэффициент воспроизводства  $F_x$  положительно связан со средним возрастом производителей поколения  $x$  ( $r=0,93$ ) и показывает отрицательную корреляцию с потенциальной удельной скоростью увеличения популяции –  $\lambda$  ( $r=-0,70$ ), т.е. потенциальная скорость ее воспроизводства повышается за счет ускорения темпа созревания поколений. Исследования показали, что увеличение скорости воспроизводства в популяциях рыб при участии в нересте самок младшевозрастных групп происходит в результате укорочения циклов размножения, а не за счет простого увеличения числа икринок (Анохина, 1969; Поляков, 1974). У сельди зал. Петра Великого низкая удельная скорость роста численности была отмечена в период 1965-1989 гг., высокими значениями потенциального роста характеризовались когорты 1990-2001 гг. и 1926-1964 гг. (рис. 2, табл. 1). Экстремально высокое значение скорости воспроизводства (поколение 1999 г. рождения,  $F_x=14,0$  тыс. икр.,  $\lambda=79,6$ ) превышало наименьшее (поколение 1970 г. рождения,  $F_x=176,7$  тыс. икр.,  $\lambda=8,5$ ) в 9,4 раза.

При наличии в этой популяции поколений с длительным генеративным периодом и низкой потенциальной скоростью роста значительную долю популяционной плодовитости  $E_n$  образуют самки в возрасте 5-7 лет с высокой индивидуальной абсолютной плодовитостью, например, в поколениях 1919 и 1983 гг. рождения (рис. 3). В таком случае основным направлением, обеспечивающим репродуктивный потенциал, является продуцирование большого количества гамет одной среднестатистической самкой. В ситуации, когда популяционную плодовитость  $E_n$  в основном формируют 2-х- и 3-х-летние особи с низкими значениями коэффициента воспроизводства, как в поколениях 1999, 2001 и 1953 гг. рождения, репродуктивный потенциал наращивается за счет ускорения созревания и уменьшения длительности репродуктивного цикла, что увеличивает потенциальную скорость воспроизводства (рис. 3, табл. 1).

В практике прогнозирования возможного промыслового изъятия необходимо определение минимальной величины нерестового запаса, или «стартовый уровень», обеспечивающий появление многочисленных поколений. Влияние продукционного потенциала производителей на появление урожайных поколений можно оценить, сопоставляя величину популяционной плодовитости  $E_n$  и численность воспроизведенного в данный нерестовый сезон поколения в возрасте достижения полового созревания, т.е. величины пополнения (Тюрнин, 1975; Бондаренко и др., 2003; Борисов и др., 2006). У тихоокеанских сельдей дальневосточных морей связь численности родительского стада и потомства носит вероятностный характер, при этом выделяются оптимальная численность, биомасса или уровень  $E_n$ , достаточные для воспроизводства урожайных поколений в благоприятных условиях. Превышение оптимума, также как и недостаток, как правило, приводят к снижению

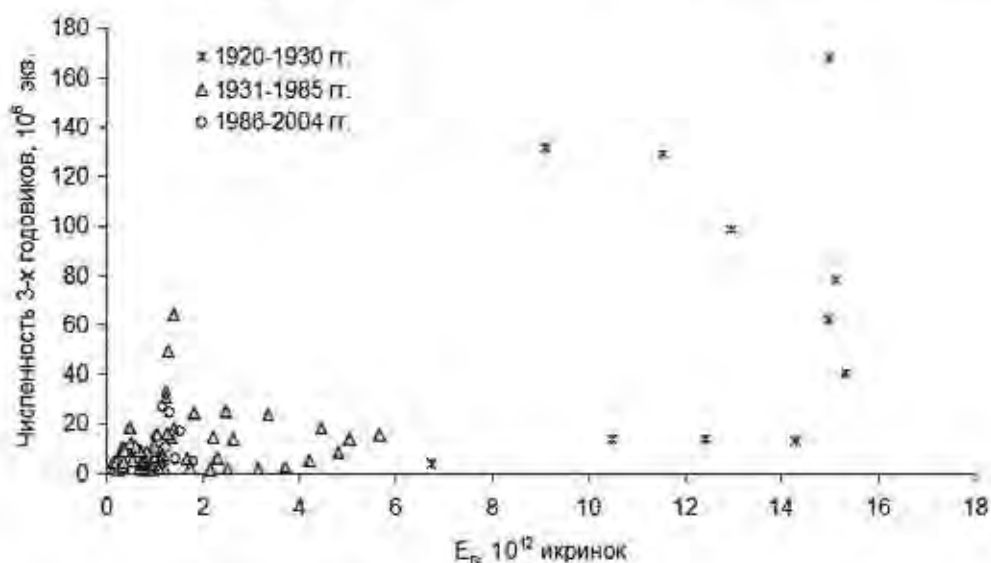


численности потомства (Науменко, 2001; Богданов, 2006). Все указанные авторы отмечают, что при формировании урожайности поколений уровень  $E_n$  является одним из определяющих условий, однако решающее значение имеет комплекс внешних факторов, которые в данной работе не рассматриваются.



**Рис. 3.** Вклад каждой возрастной группы в величину коэффициента воспроизводства  $F_x$  у поколений-производителей сельди зал. Петра Великого 1999, 2001, 1953, 1919 и 1983 гг. рождения.  
**Fig. 3.** The contribution of each age-group in the estimate of reproduction rate  $F_x$  for generations-spawners of herring born in 1999, 2001, 1953, 1919 and 1983 in Peter the Great Bay.

В зал. Петра Великого поколения сельди становятся полностью половозрелыми в возрасте 3 года. Соотношение величины популяционной плодовитости  $E_n$  (число родителей) и числа потомков (в возрасте 3 года) этого стада иллюстрирует рисунок 4.



**Рис. 4.** Соотношение численности потомков в возрасте трех лет и величины популяционной плодовитости  $E_n$  сельди зал. Петра Великого.  
**Fig. 4.** Abundance of three-year-old fish and population fecundity  $E_n$  for herring in Peter the Great Bay.

В 20-х гг. XX столетия в условиях максимальных запасов и величины  $E_n$ , известных за весь период исследований, высокоурожайные и урожайные поколения появлялись в диапазоне  $E_n$  от  $9,1 \times 10^{12}$  до  $15,3 \times 10^{12}$  икринок, при этом численность нерестовой части популяции варьировала от 231,9 до 453,7 млн. экз., биомасса – от 75,4 до 125,3 тыс. т, в этом же диапазоне значений  $E_n$ , численности и биомассы возникли низкоурожайные поколения. Исключение составило неурожайное поколение 1930 г., появившееся при снижении величины  $E_n$  до  $6,73 \times 10^{12}$  икринок, численности до 146,2 млн. экз. и биомассы до 50,7 тыс. т (рис. 4, табл. 2).

**Таблица 2.** Численность 3-х годовиков и продукционные показатели родительского стада сельди зал. Петра Великого

**Table 2.** Three-year-old fish abundance and spawning stock reproductive features of herring in Peter the Great Bay.

Поколение, год рожд.	Числ-ть 3-х год., $N \times 10^6$ экз.	$E_n$ , $N \times 10^{12}$ икринок	Числ-ть произв., $N \times 10^6$ экз.	Нерестовая биомасса, тыс. т	Показатель $E_n$ , $R_n$ , икринок	Ср. возраст произв., $T$ , годы
1920*	132,0	9,1	285,6	75,4	63,8	4,1
1921*	129,3	11,5	350,1	94,9	65,9	4,1
1922**	98,9	13,0	395,8	106,6	65,5	4,1
1923*	167,9	15,0	444,1	122,6	67,5	4,2
1924**	78,5	15,1	431,9	123,0	70,0	4,2
1925**	62,4	15,0	453,7	121,7	66,0	4,2
1926**	40,6	15,3	433,9	125,3	70,7	4,2
1951**	30,8	1,2	42,6	10,2	57,7	4,1
1953*	64,1	1,4	59,8	12,1	46,3	3,5
1974*	49,7	1,3	27,0	6,6	93,9	5,5
1975**	24,7	1,8	56,8	15,0	64,1	4,7
1976**	25,3	2,5	87,3	20,9	56,8	4,3
2000**	26,9	1,1	24,5	7,0	93,2	5,7
2001**	32,0	1,2	28,7	7,4	85,6	4,9
2002**	24,6	1,3	42,3	7,7	61,5	4,3

**Примечание:** \* – высокоурожайные, \*\* – урожайные поколения сельди.

**Note:** \* – high-yielding generation, \*\* – strong herring generations.

В период 1931-2007 гг. масштаб даже самых мощных всплесков численности нерестового стада и  $E_n$ , при которых были зарегистрированы высокоурожайные и урожайные поколения, оказался ниже на порядок (рис. 1А, табл. 2). На протяжении 1931-2007 гг. высокоурожайные и урожайные генерации появлялись в диапазоне значений  $E_n$  от  $1,1 \times 10^{12}$  до  $2,5 \times 10^{12}$  икринок (рис. 4). Численность нерестовой популяции, способной генерировать необходимое количество икринок, варьировала значительно. Например, в годы рождения высокоурожайных для данного периода генераций 1953 и 1974 гг.  $E_n$  составляла  $1,4 \times 10^{12}$  и  $1,3 \times 10^{12}$  икринок соответственно, но численность и биомасса родительского стада отличались примерно в два раза (табл. 2). Отметим, что и в 20-е гг., и в период 1931-2007 гг. при близких значениях  $E_n$  соответствующие величины численности и биомассы родительского стада в год нереста были тем меньше, чем выше показатель  $E_n - R_n$  и средний возраст производителей.

В соотношении «запас-пополнение» может быть несколько устойчивых уровней воспроизводства. Например, для корфо-карагинской сельди на основании математической модели показано, что в зависимости от динамики внешних факторов и степени выживания молоди до пятилетнего возраста выделяются несколько



устойчивых уровней воспроизводства (от 1 до 4 или от 1 до 8) и в пределах этого стада выявляется некая структурная подразделенность (Паренский, 1999).

В популяции сельди зал. Петра Великого зафиксировано два оптимальных диапазона популяционной плодовитости  $E_n$ , при которых возможно появление многочисленных поколений – для высокого и низкого запаса. Соответствующий «стартовый уровень» биомассы в 20-х годах прошлого века изменялся от 75,4 тыс. т до 125,3 тыс. т, в период 1931-2007 гг. – от 6,6 тыс. т до 20,9 тыс. т. Для сохранения оптимальной величины  $E_n$  в соответствии с определенным уровнем запасов, необходимо рассчитывать минимальный объем половозрелой части стада в нерестовом сезоне  $n$ , зависящий как от размерно-возрастных характеристик производителей, так и репродуктивного вклада поколений, участвующих в нересте. В 1999-2007 гг. величина  $E_n$  составляла от  $1,2 \times 10^{12}$  до  $1,5 \times 10^{12}$  икринок, и при благоприятных условиях среды в современный период низкого уровня запасов возможно появление многочисленных поколений. Например, генерации 2000-2002 и 2004 гг. оказались относительно урожайными.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По нашим данным, величина популяционной плодовитости сельди зал. Петра Великого в период 1920-2007 гг. изменялась от  $1,4 \times 10^{11}$  до  $1,5 \times 10^{13}$  икринок. Формирование величины популяционной плодовитости в каждом нерестовом сезоне зависит от таких репродуктивных параметров как средний возраст производителей, численность самок каждого возрастного класса и их индивидуальная абсолютная плодовитость.

Количество икры, продуцируемое одной самкой, или показатель популяционной плодовитости  $R_n$ , взаимосвязан с изменениями возрастной структуры популяции: повышается при преобладании старших возрастных групп и, соответственно, уменьшается в случае омоложения стада. В каждом из известных за время исследования периодов высокой численности сельди зал. Петра Великого изменения  $R_n$  носят закономерный характер, увеличиваясь от начальной фазы роста запасов к фазе максимальных запасов, и достигают наибольших значений в фазе падения численности. Таким образом, колебания показателя популяционной плодовитости  $R_n$  и суммарного значения популяционной плодовитости  $E_n$  проходят асинхронно.

Показателем репродуктивного потенциала поколений-производителей, составляющих нерестовую часть популяции на конкретном отрезке времени, является коэффициент воспроизводства  $F_x$ . Он отражает результат возрастной динамики выживания, плодовитости, изменчивости срока созревания каждого поколения и, с учетом среднего возраста, в котором самки производят потомство, определяет потенциальную годовую скорость естественного роста численности популяции. В годы, когда нерестовое стадо сельди зал. Петра Великого формируется долгоживущими поколениями с высоким показателями  $F_x$ , одна самка продуцирует икры в 17,3 раза больше, чем в периоды преобладания рано созревающих и короткоцикловых генераций. Потенциальная удельная скорость роста численности, напротив, может увеличиваться с повышением темпа созревания и укорочения цикла размножения в 9,4 раза.

Несмотря на отсутствие прямой зависимости между соотношением величины популяционной плодовитости и численности продуцируемого потомства, в популяции сельди зал. Петра Великого отмечено два диапазона популяционной

плодовитости, при которых формировались урожайные и высокоурожайные поколения. В 20-е годы XX столетия с очень высоким уровнем запасов эти значения составляли от  $9,1 \times 10^{12}$  до  $15,3 \times 10^{12}$  икринок, в 1931-2007 гг. снизились до  $1,1 \times 10^{12}$ - $2,5 \times 10^{12}$  икринок. Объем нерестового запаса, требующийся для формирования оптимальной величины популяционной плодовитости  $E_n$ , зависит от репродуктивной структуры популяции, сложившейся в конкретный период времени. У таких сильно флуктуирующих видов, как сельдь, «стартовый уровень» популяционной плодовитости является необходимым, но недостаточным параметром, так как окончательное формирование численности поколений происходит под влиянием факторов среды.

#### Благодарности

Автор благодарит сотрудников лаборатории ресурсов рыб прибрежных вод ТИНРО-Центра, принимавших участие в сборе, обработке материалов и подготовке данной рукописи.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб. М.: Наука, 1969. 291 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.
- Богданов Г.А. О принципах оценки ОДУ тихоокеанских сельдей // Методические аспекты исследований рыб морей Дальнего Востока. Тр. ВНИРО, 2006. Т. 146. С. 58-66.
- Бойко Е.Г. Оценка запасов кубанского судака // Работы Дово-Кубанской научно-рыбохоз. станции. Ростов н/Дону, 1934. Вып. 1. С. 3-41.
- Бондаренко М.В., Кровнин А.С., Серебряков В.П. Ранжирование урожайности поколений и коэффициентов выживания поколений в раннем онтогенезе промысловых рыб Баренцева моря для определения биологических ориентиров и оценки изменчивости среды. М.: ВНИРО, 2003. 187 с.
- Борисов В.М., Елизаров А.А., Нестеров В.Д. Роль нерестового запаса в формировании пополнения северо-восточной атлантической трески *Gadus morhua* // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. №1. С. 77-86.
- Вдовин А.Н., Черноиванова Л.А. Многолетняя динамика некоторых параметров популяции тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* (Clupeidae) залива Петра Великого (Японское море) // Вопросы ихтиологии. 2006 Т. 46. №1. С. 54-61.
- Гаврилов Г.М., Посадова В.П. Динамика численности тихоокеанской сельди *Clupea pallasii pallasii* Valenciennes (Clupeidae) залива Петра Великого // Вопросы ихтиологии. 1982. Т. 22. Вып. 5. С. 760-772.
- Малкин Е.М. Репродуктивная и численная изменчивость промысловых популяций рыб. М.: ВНИРО, 1999. 146 с.
- Науменко Н.И. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор, 2001. 330 с.
- Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М: Пищевая промышленность, 1974. 447 с.
- Паренский В.А. Формирование пополнения в популяции корфо-карагинской сельди // Биология моря. 1999. Т. 25. №2. С. 152-153.
- Поляков Г.Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М.: Наука, 1975. 159 с.

Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищевая промышленность, 1979. 408 с.

Риклефс Р. Основы общей экологии. М.: Мир, 1979. 424 с.

Серебряков В.П., Борисов В.М., Алдонов В.К. Популяционная плодовитость и урожайность поколений аркто-норвежской трески. Сб. докладов первого советско-норвежского симпозиума: Воспроизводство и пополнение трески. М.: ВНИРО, 1984. С. 240-260.

Тюрнин Б.В. Структура нерестовой популяции сельди северо-западной части Охотского моря, ее динамика и биологические основы прогнозирования улова // Автореф. диссерт. на соиск. уч. степени кандидата биол. наук. Владивосток: ТИИРО, 1975. 23 с.

Черноivanова Л.А. Плодовитость сельди *Clupea pallasii* залива Петра Великого (Японское море) // Вопросы рыболовства. 2005. Т. 6. №4 (24). С. 675-686.

# POPULATION FECUNDITY OF HERRING (*CLUPEA PALLASII*) IN PETER THE GREAT BAY (JAPAN SEA)

© 2011 y. L.A. Chernoiivanova

*Pacific Research Fisheries Center, Vladivostok*

Reproductive features which determine herring *Clupea pallasii* population fecundity in Peter the Great Bay, as well as relationship between reproductive features and population dynamics of herring have been analyzed for the period of 1919-2007. It was shown that population reproductive capacity is associated with relative abundance of each age group, duration of generative period, and maturation rate of spawners. Herring generation abundance was compared with population fecundity. The following parameters have been determined: an «initial level» of population fecundity, and a stock size (spawning stock biomass and abundance), at which strong year class appear under favorable conditions for survival.

*Key words:* herring, population fecundity, reproductive features, spawning stock, abundance.