Федеральное агентство научных организаций Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Национальный научный центр морской биологии» Дальневосточного отделения Российской академии наук

На правах рукописи

Шелехов Владимир Анатольевич

ЯПОНСКИЙ АНЧОУС, *ENGRAULIS JAPONICUS* (SCHLEGEL): ВОЗРАСТ, РОСТ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА

03.02.06 – ихтиология

Диссертация на соискание ученой степени кандидат биологических наук

Научный руководитель
Доктор биологических наук,
профессор
Иванков Вячеслав Николаевич

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	
1.1. Биология японского анчоуса	14
1.2. Регистрирующие структуры и определение возраста японско)ГО
анчоуса	29
1.2.1. Отолиты	29
1.2.2. Чешуя	34
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ	
2.1. Методики сбора, обработки материалов для описания распределения	и и
биологии, расчета численности и продукции японского анчоуса	43
2.2. Методы сбора материала для определения возраста (отолитов и чешуи) и
их первичной обработки	50
2.3. Методика определения возраста и особенностей роста личин	ЮK
японского анчоуса из разных участков ареала	54
2.4. Методы, использованные для определения возраста половозрело)ГО
японского анчоуса	58
2.5. Использование химического состава отолитов для анализа жизненно)ГО
цикл японского анчоуса	63
2.6. Методики верификации возраста и оценки точности его определения	66
ГЛАВА 3. ФОРМИРОВАНИЕ ОТОЛИТОВ, ЧЕШУИ И РОСТ ЯПОНСКОГ	ГΟ
АНЧОУСА	
3.1. Рост и особенности формирования приростов на отолитах и чешуе	69
3.2. Рост японского анчоуса из различных мест обитания	89
ГЛАВА 4 СОПОСТАВИМОСТЬ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА ЯПОНСКОГ	ГО
АНЧОУСА С ПОМОЩЬЮ РАЗЛИЧНЫХ РЕГИСТРИРУЮЩИХ СТРУКТ	УΡ
И МЕТОДОВ	
4.1. Методические особенности определения возраста японского анчоуса	93
4.2. Обсуждение результатов различных методов определения возраст	96

ГЛАВА 5. БИОЛОГИЯ ЯПОНСКОГО АНЧОУСА И ОСОБЕННОО	СТИ
ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЕГО ПОПУЛЯЦИЙ	
5.1. Биология японского анчоуса в Японском море и Тихом океане	108
5.2.Внутривидовая структура и структура популяций японского анчоуса	121
5.3. Расчет биомассы нерестового и нагульного анчоуса	133
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	140
ВЫВОДЫ	145
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	147
приложения 1-4	179

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Японский анчоус - один из наиболее массовых промысловых видов рыб нерито-пелагического комплекса северо-западной Пацифики. Обладая достаточно сложной популяционной структурой, не изученной в настоящее время в полной мере, и растянутым периодом нереста практически по всему ареалу, этот вид по многим вопросам своей биологии требует дальнейшего более детального изучения. Одной из основных проблем до сих пор остается разработка методики определения возраста данного вида и возможности использования для этих целей различных регистрирующих структур.

Определение возраста является важной составной исследования биологии, в частности структуры популяций рыб. Без знания возрастного состава популяций промысловых рыб невозможно контроль над их состоянием осуществлять И прогнозирование формирования их запаса, что является одной из важнейших прикладных задач ихтиологии. Точное определение возраста необходимо для установления темпа роста и смертности рыб на различных этапах жизненного цикла. Данные показатели, в свою очередь, необходимы для оценки вклада каждого рассматриваемого поколения в формирование промыслового запаса составления промыслового прогноза И (Монастырский, 1940, 1952; Дементьева, 1971, 1976; Брюзгин, 1969; Никольский, 1974; Кушинг, 1979; Риккер, 1979; Бугаев, 1995).

Степень разработанности выбранной темы. В настоящее время разработано множество методик определения возраста, в частности, используется даже соотношение продуктов радиохимического распада (Bennett et al., 1982; McPhie, Campana, 2009) или уровень, накапливаемого с возрастом в клетках всех органов и тканей липофусцина (Goodfriend, 1992), однако, наиболее часто применяемыми и достаточно точными остаются методы определения возраста рыб с использованием костных и

роговых элементов скелета, а также комбинированных методов (использование этих структур в сочетании с длиной и массой рыбы) (Чугунова, 1959; Мина, 1965; Брюзгин, 1969; Boehlert, 1985; Brothers, 1987; Pawson, 1990; Radtke, Hourigan, 1990). Наиболее часто используют для определения возраста чешую, отолиты, кости жаберной крышки и плавников, а также тела позвонков.

Использование для определения возраста одних методик, хорошо зарекомендовавших себя для конкретного вида рыб, не всегда подходит для других видов, поскольку различия в их биологии непосредственно отражаются в особенностях формирования регистрирующих структур. Метки на регистрирующих структурах рыб бореального и умеренного комплекса несут часто иную информационную нагрузку, чем у тропических рыб (Pannella, 1974), а у проходных и полупроходных рыб имеются метки, несвойственные для чисто морских или пресноводных видов (Павлов и др., 2012). Кроме того, у каждого конкретного вида однотипные метки могут быть выражены с разной интенсивностью. Ограничения на использование тех или иных структур накладывают также методики сбора, фиксации материала, а также цели исследований (Hedges et al., 2004).

Исследования возрастной структуры популяций промысловых пелагических рыб субтропического неритического комплекса, в частности, японского анчоуса *Engraulis japonicus* в северо-западной части Тихого океана интенсивно проводились с момента появления первых методик в начале XX века (Амброз, 1930; Пушкарева, 1970; Hayashi, Kondo, 1957; Namiki et al., 2010).

В 80-х годах XX века появились первые исследования по определению возраста и особенностей роста разных видов рода *Engraulis* на личиночной стадии развития (Tsuji, Aoyama, 1984; Watanabe et al., 1988; Watanabe, Kuji, 1991; Đurović, et al., 2012). Это направление работ имеет очень большое значение, поскольку, именно на ранних стадиях

развития действуют факторы, имеющие первостепенное влияние на формирование численности поколения и приводящие к вариациям в продуктивности популяций (Wang, Houde, 1995; Takahashi, Watanabe, 2004; Itoh et al., 2011; Zenitani, Kono, 2012; Güraslan et al, 2014). По мнению ряда исследователей (Lo et al., 1995 и др.) пополнение неполовозрелых особей - ключевой фактор, определяющий численность популяций короткоцикловых рыб, таких как анчоусы и сардины. Ими были выделены три наиболее существенных показателя, оказывающих наибольшее воздействие на динамику популяции: 1) мгновенная суточная смертность, зависящая 2) стадии развития, OTпродолжительность стадий и 3) суточная, зависящая от возраста средняя плодовитость самки.

Результаты математического моделирования популяциий рыб показали, что темпы роста на ранних стадиях развития - важная детерминанта пополнения и роста популяции (Huppert et al., 1980; Pepin, 1991, Takahashi, Watanabe, 2004). Изменение в дисперсии, также как и в среднем значении скорости роста (времени прохождение отдельных стадий) может влиять на выживание рыб (Pepin, 1989; DeAngelis et al., 1993; Rice et al., 1993), а неравномерность темпа роста на каждой стадии также может сказываться на выживании особей. При использовании модели роста популяции на базе матрицы постадийного развития было показано, что показатель характеризующий рост популяции - $\lambda = N_t/N_{t-1}$ (где N_t и N_{t-1} численность популяции в последовательные моменты времени) увеличивается с увеличением вариабельности в длительности проходимых рыбой стадий развития. То есть, чем больше разброс скорости прохождения отдельных стадий развития, тем вероятнее большее пополнение популяции (Lo et al., 1995; Caswell, 1989). В полевых условиях также было показано, что средние значения и дисперсия темпа роста одной когорты влияет на уровень выживаемости популяции в целом (Pepin, 1989; Butler, 1989). Было обнаружено (Rice et al., 1993), что значительная дисперсия в размерах одновозрастных личинок приводит к увеличению выживания до возраста 60 дней, когда выедание хищниками особенно зависит от размера личинок.

Исследования японского анчоуса, таким образом, имеют большую историю, но постоянно выявляемые новые зависимости роста отдельно взятых индивидов, их регистрирующих структур, и целых популяций от конкретных условий обитания, некоторые из которых перечислены выше, заставляют искать новые подходы к разрабатываемым вопросам биологии.

При большом разнообразии предложенных раннее методик всегда остро стоит вопрос о пригодности той или иной из них для конкретных исследований с учетом, например, стадий развития и мест обитания объекта. Кроме того, методы исследований, в том числе и исследований связанных с определением возраста постоянно развиваются и обновляются, что вносит некоторые дополнительные трудности, связанные с сопоставлением и обобщением полученной информации.

Цели и задачи исследования. Нам представляется необходимым выявить факторы (биотические И абиотические), оказывающие наибольшее влияние на формирование возрастной структуры популяций японского анчоуса, на формирование у него регистрирующих структур, и исследовать факторы методического плана, ограничивающие использование этих структур при определении возраста анчоуса на различных этапах онтогенеза. В исследовании мы выделили следующие задачи:

- подробно изучить особенности биологии японского анчоуса, в частности, размерно-возрастной состав скоплений и рост регистрирующих структур в различных частях ареала и на разных этапах онтогенеза;

- выделить наиболее эффективные методики определения возраста для конкретных исследований;
- установить сопоставимость результатов определения возраста с помощью различных методик;
- унифицировать уже имеющуюся информацию по возрастной структуре японского анчоуса с учетом полученных результатов.
- выяснить основные причины, определяющие особенности возрастной структуры анчоуса в различных частях его ареала.

Научная новизна. 1) Впервые проведен сравнительный анализ определения возраста японского анчоуса с использованием разных регистрирующих структур и выявлены наиболее удобные и эффективные методы определения возраста на различных этапах онтогенеза; 2) Изучен рост отолитов, формирование на них зон с разной оптической проницаемостью (в том числе с помощью микроспектрометрии КР (Рамановского рассеяния)), чешуи и пригодность этих структур для определения возраста японского анчоуса; 3) Впервые проанализированы, дополнены и обобщены данные по размерной и возрастной структуре скоплений японского анчоуса на севере нагульного и нерестового ареала; 4) Проведена оценка биомассы анчоуса на основных нерестилищах и дан анализ ее динамики за период с 1978 по 1996 гг; 5) Проанализированы данные по оценке биомассы зимующего и нагульного анчоуса с использованием траловых и акустических методов в южной части ареала за период с 1984 по 2002 гг.

Практическая и теоретическая значимость. Результаты проведенных исследований и анализ работ других авторов в области популяционной структуры японского анчоуса позволили более точно представить особенности формирования его промыслового запаса. С учетом этого даются прогнозы промысловой обстановки в водах Российского Дальнего Востока, предложения по организации промысла и определяется возможный вылов для рыбодобывающих организаций.

Комплексный подход в изучении роста различных регистрирующих структур японского анчоуса позволил провести сравнительный анализ закономерностей их формирования в различных условиях обитания и в разные периоды онтогенеза. Удалось показать значительную погрешность в результатах определения возраста японского анчоуса с помощью разных характеристик чешуи и отолитов. Выявлены методы, дающие наиболее точные определения возраста, обладающие при этом высокой воспроизводимостью наименьшей субъективностью И результатов. Анализ изменчивости спектра комбинационного рассеяния (КР) неорганического компонента отолитов анчоуса, наряду с анализом структуры чешуи, позволил выдвинуть еще один довод в пользу представлений о широком перемешивании половозрелых особей внутри популяций японского анчоуса без образования устойчивых локальных популяций и субпопуляций.

Методология и методы диссертационного исследования. Сбор материалов для анализа распределения японского анчоуса на разных стадиях развития в различные сезоны проводился по стандартным методикам, принятым в ТИНРО-центр при исследовании пелагических видов рыб, их икры и личинок. Использовались различные типы разноглубинных тралов, икорные сети ИКС-80 с последующим пересчетом уловов в соответствии с принятыми в ТИНРО-центр коэффициентами уловистости.

Для оценки продукции икры применялись формулы предложенные Накаи 3. и Хаттори С. (Nakai, Hattori, 1962).

Нерестовая биомасса японского анчоуса рассчитывалась по формуле, предложенной Хенсеном и Апштейном (Алексеев, Алексеева, 1988).

Сбора материала для определения возраста (отолитов и чешуи) и их первичной обработки осуществлялся по стандартным методам,

описанным в обзоре исследований отолитов рыб (Stevenson, Campana, 1992).

Для определения возраста по чешуе использовалась методика, предложенная японскими исследователями (Hayashi, Kondo, 1957).

Учет суточных приростов на отолитах как метод определения возраста был неоднократно проверен как для личинок, так и для половозрелых особей японского анчоуса с помощью мечения и аквариальных наблюдений (Tsuji, Aoyama, 1984, Namiki et al., 2010 и др.) и использовался нами как эталонный. Учет микроприростов проводился на специализированном комплексе Daily Ring Measurement System.

Анализ распределения неорганического вещества отолита вдоль оси его роста с помощью Романовского микроспектрометра (in Via Reflex, Renishaw, объединённого с микроскопом падающего света Leica DM2500M).

Для вычисления ошибки, опробованных нами методов определения возраста анчоуса, мы использовали формулу, предложенную Чангом В. (Chang, 1982).

Обработка данных выполнена с использованием программ Microsoft Excel 2007, Statisica 6.0, Surfer 8.

Положения, выносимые на защиту:

- 1. Точное определение возраста японского анчоуса дает подсчет суточных микроприростов на отолитах (сагитта) как для молоди так и для половозрелых особей. Методы определения возраста, основанные на использовании промеров и меток на отолитах и чешуе, у японского анчоуса дают трудно сопоставимые результаты.
- 2. Наиболее пригодным оперативным методом определения возраста половозрелых особей японского анчоуса является метод с использованием размерных характеристик сагитты, дающий наиболее близкие результаты с подсчетом микроприростов.

- 3. В нагульный период на севере ареала находятся половозрелые особи с различными моделями миграционной активности, реализованными в онтогенезе, очевидно рожденные в разных частях ареала, в разные сезоны нереста и мигрировавшие в северную часть ареала в разном возрасте. Это является, на наш взгляд, подтверждением масштабного смешения анчоуса в пределах ареала его популяций (тихоокеанской и япономорской) без образования устойчивых локальных популяций (субпопуляций).
- 4. Сезонные темпоральные группировки анчоуса на юге ареала представляю собой, «возрастные биотипы» внутрипопуляционные временные группировки особей со сходными морфо-биологическими характеристиками.

Степень достоверности результатов. Достоверность результатов исследования обеспечивалась современными методами сбора и обработки материалов; объемом проанализированного материала (295 массовых промеров 39158 экз., 198 биоанализов 6439 экз. анчоуса, 1615 определений возраста различными методами).

Точность каждого метода определения возраста оценивалась исходя из соответствия их результатов данным подсчета микроприростов с помощью рангового коэффициента корреляции Спирмана (Гмурман, 2004). Анализировалось также соответствие биологических морфологических показателей особей в выделяемых возрастных группах показателям, предсказываемым данных возрастных ДЛЯ классов полученными нами уравнениями роста анчоуса. Привлекались также данные по линейному и весовому росту анчоуса в разных частей ареала и разные периоды жизни из ранних исследований (Kim, 1988; Funakoshi, 1992, и др.).

Личный вклад автора. Автор принимал непосредственное участие в сборе материалов в составе экспедиций ТИНРО-центр, совместных экспедиций на иностранных НИС, промысловых судах в период с 1995 по

2004 гг. Автор лично проводил аквариальные эксперименты с личинками анчоуса на базе ТИНРО-центр о. Рейнеке, подготовку и обработку препаратов всеми использованными методами, статистическую обработку и анализ полученных данных, анализ и обобщение литературных данных и подготовку публикаций.

Апробация работ И публикации. Основные результаты диссертационной работы докладывались на: научных конференциях студентов, аспирантов молодых ТИНРО-центре И ученых (Владивосток, май 1997), Дальневосточном рыбохозяйственном университете (Дальрыбвтуз) (Владивосток, май 1996), Дальневосточном государственном университете (ДВГУ) (Владивосток, ноябрь 1997, 1998, 1999), симпозиумах и совещаниях российских и японских специалистов, посвященных вопросам биологии, экологии и формирования запасов промысловых видов северо-западной части Тихого океана (Владивосток, Ниигата, Иокогама, ноябрь 1995, сентябрь, ноябрь 1996, сентябрь, октябрь 1997, август, ноябрь, 1998, сентябрь, ноябрь 1999), региональном **ECES** (Пусан, октябрь 1997). симпозиуме отчетных сессиях ТИНРО-центра (Владивосток, декабрь 1995, 1996, 1997), годичной научной конференции ИБМ ДВО РАН (Владивосток, апрель 2016 г).

По теме диссертации опубликовано 19 работа, в том числе 9 в реферируемых журналах, рекомендованных ВАК и 10 тезисов в материалах научных конференций.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, пяти глав, выводов, списка литературы и приложений. Объем работы 196 листов. Работа содержит 36 рисунков и 14 таблиц. В четырех приложениях содержится 14 рисунков и 6 таблиц. Список литературы содержит 307 источников, в том числе 207 на иностранных языках.

Благодарности. Настоящая работа не могла быть выполнена без участия и содействия со стороны других специалистов. Использованный нами материал по распределению и биологии японского анчоуса

собирался в течение нескольких десятилетий многими поколениями сотрудников ТИНРО-центра, студентами и сотрудниками ДВГУ и Дальрыбвтуза. Хочется надеяться, что данная работа станет данью уважения их труду.

Особую благодарность хочу принести научному руководителю д.б.н, профессору Иванкову В.Н., вед. н.с. Лаборатории ихтиологии ИБМ ДВО РАН, д.б.н. Соболевскому Е.И., зав. Лабораторией ресурсов пелагиали ТИНРО-центра, где начиналась данная работа в 90-х годах ХХ века, Беляеву В.А., зав. Лабораторией ихтиологии ННЦМБ ДВО РАН Баланову А.А., дирекции ТИНРО-центра и, в частности, зам. директора ТИНРО-центра Байталюку А.А. за содействие в сборе материалов, ценные советы и замечания, которые существенно помогли при подготовке данной работы.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Биология японского анчоуса

Японский анчоус – массовый нерито-пелагический вид, широко распространенный в Японском, Желтом и Восточно-Китайском, а в летний период и в Охотском морях от 25° с.ш. (Степаненко, 1986) до 53° с.ш. (Линдберг, 1935; Полутов, 1954), а также у тихоокеанского побережья Японии. В 30-х годах отмечались случаи проникновения его до Авачинской бухты на Камчатке (Линдберг, 1935), в 1998 г. он был отмечен в траловых уловах во время съемки ТИНРО-центра в северо-западной части Охотского моря до 57° с.ш. (личное сообщение Е.Н.Ильинского), а в 2003 г. – в южной части Берингова моря (Глебов, Савиных, Байталюк, 2010). В период нагула, при высокой численности популяций, японский анчоус распространяется до о. Сахалин (Таранец, 1937; Амброз, 1930) и Курильских о-вов (Шелехов и др., 1997а, Шелехов, 1999б, Шелехов, Сурина, 1998). В Татарском проливе он встречается до Александровска, а с Охотоморской стороны Сахалина в массовом количестве заходит в заливы Анива и Терпения (Дарда, 1968) (рис. 1.1). В Тихом океане его, а также его икру и личинок обнаруживали до 165° в.д. на расстоянии около 1600 км от побережья Японских островов (Odate, 1957). По данным М. Такахаши и Ю. Ватанабе (Takahashi, Watanabe, 2004) единичные постличинки и мальки японского анчоуса (<50 мм) в мае-июне 1998 г. фиксировались в уловах вплоть до 170° з.д., но это скорее «зона выноса», сильно расширившаяся на пике численности и зависимая также от характеристик Куросио в конкретные годы. В то же время половозрелые особи мористее 165° в.д. не встречались.

Японский анчоус ежегодно в значительном количестве вылавливается странами Восточной Азии (Японией, Кореей, Китаем)

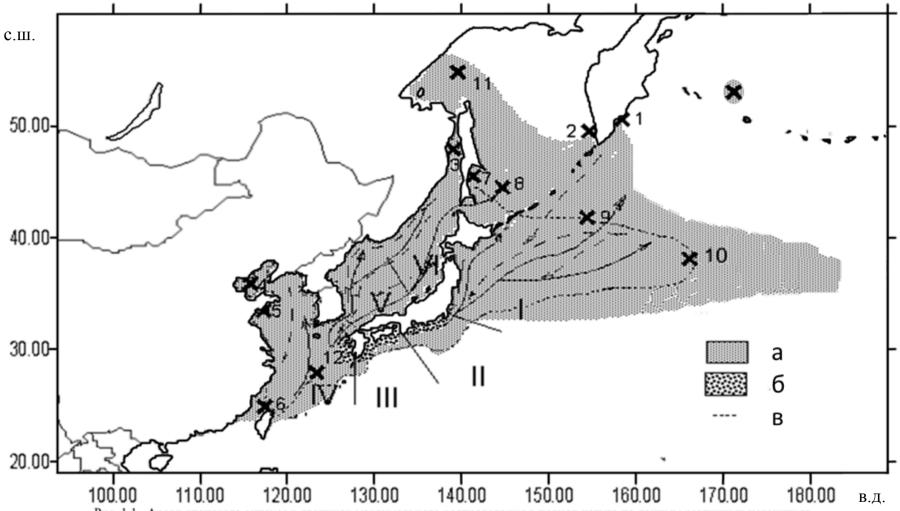


Рис. 1.1 Ареал японского анчоуса в границах максимального распределения в период нагула по данным различных источников. 1. Линдберг Г. У., 1935, 2. Полутов И. А., 1954, 3. Дарда М. А., 1968, 4. Линдберг Г. У., Легеза М. И., 1965, 5. Чжан и др., 1956, 6. Степаненко М. А., 1986, 7. Дарда М. А., 1968, 8. Рейс НИС «Пр. Леванидов», июль 1997, 9. Рейс НИС «Босо-мару», август 1997, 10. Рейс НИС «Пр. Кизеветтер», июль 1995, 11. Рейс НИС "ТИНРО", август-сентябрь 1998, 12. Јарапеѕе Fishery Agency (1979), а. Ареал японского анчоуса, б. Районы круглогодичного нереста, в. Границы нерестового ареала летом I-VI - статистические районы учета продукции икры и показателей промысла, принятые в Японии для японского анчоуса

для удовлетворения их потребностей в рыбной муке, рыбоводных кормах, приманке на промысле тунца, а также для пищевой промышленности. Вылов одного лишь Китая в Желтом море на протяжении 4 лет с 1997 по 2000 гг. составлял от 1,1 до 0,95 млн. тонн, что привело, однако, к его перелову и почти полному сворачиванию промысла в последующие годы (Zhang et al., 2008, Wang et al., 2007) (рис.1.2.).

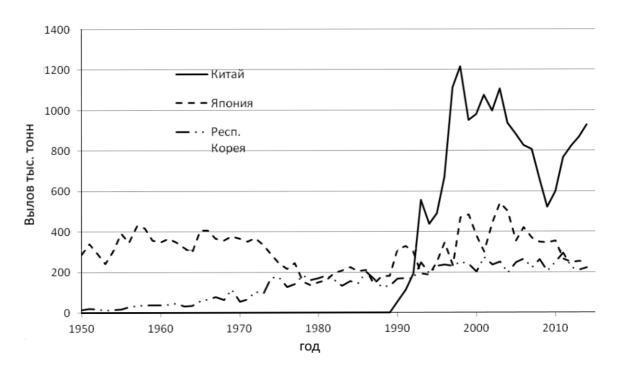


Рис. 1.2. Вылов японского анчоуса основными странами – потребителями в период с 1950 по 2014 гг. по данным FAO.

По данным Министерства сельского хозяйства, лесных ресурсов и рыболовства Японии, например, в 1979 г. из 300 тыс. т анчоуса, добытого этой страной, 70 тыс. т (23%) было использовано в пищевой промышленности (в основном это были личинки анчоуса «ширасу» длиной 20 - 30 мм и неполовозрелая молодь - "кайри"), 230 тыс. т (77%) пошли на корм для культивируемого желтохвоста Seriola quinqueradiata и для приманки на промысле скипджека Katsuwonus pelamis.

Японский анчоус экологически очень пластичный вид, обитающий в температурном диапазоне от 8 до 30°C (Степаненко,1986) и в водах с

соленостью от океанической до эстуарной. Нерест анчоуса отмечается при температурах от 12 до 30°C, солености от 23 до 34,5 % от прибрежного мелководья до открытого океана над глубинами более (Oozeki 5000м По et al., 2007). сравнению другими нерито-пелагическими видами данного района он имеет сравнительно стабильную численность популяций (вылов анчоуса Японией в целом колебался в период с конца 60-х по 90-е годы XX века в пределах от 130 тыс. т до 440 тыс. т, в то время как у сардины - от 10 тыс. т до 4 млн. т), что во многом связанно с особенностью стратегии воспроизводства этого вида: 1) продолжительный, на некоторых участках ареала практически круглогодичный нерестовый период с двумя более-менее выраженными пиками, 2) нерестовая активность почти на всем ареале (Tamura, 1958; Imai, Tanaka, 1987; Funakoshi, 1992) (рис. 1.1).

Большинство японских исследователей выделяет две основные внутривидовые группировки японского анчоуса у побережья Японии: япономорскую и тихоокеанскую, различающиеся по местам зимовки, нереста и нагула. Эти группировки в силу очевидной изолированности на большей части ареала получили статус популяций, представления о внутренней структуре которых у разных исследователей значительно различаются.

«Япономорская» популяция обитает в основном на акватории Восточно-Китайского, Желтого и Японского морей. Основные ее нерестилища находятся у побережья о-вов Кюсю, Хонсю до п-ова Ното и у побережья Корейского полуострова в Цусимском проливе, а также в Желтом море и зал. Бохай.

В ранних литературных источниках упоминается о существовании еще одной группировки японского анчоуса: это анчоус материкового побережья Китая (Чжан и др., 1956; Степаненко, 1986). По мнению китайских исследователей (Чжан и др., 1956) его ареал по материковому побережью на юге ограничивается широтой г. Циндао, а на севере зал.

Бохай. По более поздним данным, на юге нерест японского анчоуса фиксируется вплоть до о. Тайвань (Young, Chiu, 1994; Chen, Tzeng, Chiu, 2010), где эти авторы даже попытались выделить две популяции анчоуса по месту нерестилищ (весной в проливе и у северо-восточного побережья острова и еще одну осенью в проливе). Выявленные различия в фрагментах гена цитохрома в митохондриальной ДНК, однако, позволила авторам говорить лишь о возможности выделения двух локальных стад (прибрежного и океанического) в весенний нерестовый период и еще одной сезонной летне-осенней группировки (стада), нерестящейся в том же районе, что и весенне-нерестящееся океаническое стадо. Но самое главное, что эти исследования позволили проследить основные направления «потока генов» между выделенными группами, которые вполне вписываются в существующую в данном районе схему сезонных миграций анчоуса, связанную с системой местных течений (Tu et al., 2012).

По месту и времени нереста анчоуса япономорской популяции С. Хайяши (Hayashi, 1961) выделял две группировки: а) анчоус, нерестящийся в зимний период на юге ареала и б) анчоус, нерестящийся в северной части ареала летом. К. Кондо (Kondo, 1969) полагал, что эти группировки представляют собой скорее субпопуляции. Он выделял западную (в Восточно-Китайском море) и собственно япономорскую субпопуляции.

Исследования, проведенные на сборах из Восточно-Китайского и Желтого морей (Yu et al., 2005), а также исследования с западного и южного побережий Корейского п-ова (Young et al., 2004), и с западного, южного и восточного побережий Корейского п-ова (Taeg Yun Oh et al., 2009) не показали достоверных генетических различий анчоуса в этих районах

Основными местами нагула этой популяции являются Японское море до Татарского пролива, Восточно-Китайское и Желтое моря.

Биомасса японского анчоуса в Желтом море в 80-х годах 20 века оценивалась порядка 3 млн. т, при ежегодной продукции около 0,5 млн.т. Индекс естественной смертности для рыб в возрасте 1-2 года оценивался от 0,4 до 0,9 в период с 1986 по 1989 гг. Продолжительность жизни оценивалась в 4 года (Iversen et al., 1993). Более поздние данные по промыслу Китая в Желтом и Восточно-Китайском морях показали увеличение здесь запасов японского анчоуса в период с 1993 по 1995 гг до 4-4,5 млн.т с резким снижением в дальнейшем на фоне многократного вылова (до 1,4 млн.т) К 1998 И, увеличения вызванного неконтролируемым промыслом перелова (Jin Xianshi, 2000). К 2002 году, оцениваемая по акустическим съемкам на зимовальных скоплениях биомасса анчоуса уменьшилась более чем в 20 раз в сравнении с 1995 г. (Zhao et al., 2003).

По данным Такешиге с соавторами (Takeshige et al., 2013) в период с 1977 по 2007 гг. в экономической зоне Японии к западу от о. Кюсю (Восточно-Китайское море) также наблюдался постепенный рост численности японского анчоуса до конца 90-х годов XX века с пиком в 1998 г и дальнейшим спадом. Спад был менее драматичный, чем по китайским данным в Желтом море: на протяжении периода с 2001 по 2004 г биомасса была лишь в 2 раза меньше в сравнении с пиковым 1998 Γ. И в дальнейшем, К 2007 г постепенно значением восстанавливалась до уровня 90-х годов XX века. Однако следует учесть, биомасса оцениваемая анчоуса В японских что водах Восточно-Китайского моря на порядок меньше данных для Желтого моря и за период наблюдений не превышала 310 тыс. тонн.

В экономической зоне Республики Корея оценки биомассы японского анчоуса осуществлялись в основном в районе Цусимского пролива, где наиболее активно ведется промысел как половозрелых особей, так и неполовозрелой молоди и личинок. Здесь биомасса половозрелого анчоуса за период наблюдений не превышала 600 тыс.

тонн, а в 90-х годах XX века, когда повсеместно наблюдался пик численности, его биомасса здесь была около 500 тыс. тонн.

Тихоокеанская популяция обитает в основном вдоль южного и восточного побережья Японских островов. В большой мере с ней связан, по-видимому, анчоус, обитающий во внутреннем море Сето. Попытку доказать обособленность этой группировки основываясь на анализе элементного состава отолитов предпринял недавно Зенитани с соавторами (Zenitani et al., 2007). Однако она не увенчалась успехом, и он признал наличие активного смешения потомства с внутренних нерестилищ и нерестилищ вдоль открытого побережья о. Сикоку и Хонсю.

Основные нерестилища этой популяции анчоуса находятся у побережья островов Кюсю, Сикоку и у о. Хонсю до м. Инубо (около 36° с.ш.). В период нагула его миграционные пути проходят в основном вдоль побережья о-вов Хонсю, Хоккайдо и Курильских о-вов. Незначительная часть анчоуса этой популяции нагуливается в зоне субарктического фронта вдали от берега к востоку от 155° в.д. (Беляев и др., 1991, 1994; Шелехов и др., 1995).

С тихоокеанской стороны Японских островов С. Хаяши (Hayashi, 1961) также выделял две субпопуляции, одна из которых нерестится у южного побережья о. Хонсю, а другая - у о-вов Кюсю и Сикоку. Кроме того, он выделял здесь несколько подчиненных группировок по времени нереста, наиболее выраженной из которых обычно бывает группа весенне-летнего нереста.

Некоторые исследователи выделяли у японского анчоуса сезонные и пространственные группировки по количеству позвонков и жаберных тычинок (Ogawa, 1976; Kinoshita, 1977).

Наиболее дробное деление на внутривидовые группировки японского анчоуса предложили К. Такешита и Х. Тсукахара (Takeshita, Tsukahara, 1971). На основании различий в количестве позвонков,

времени массового нереста, характеристиках чешуи (количества различных меток) и генотипе они выделили 7 локальных рас (local race) и 2 сезонные расы (seasonal race).

С. Фунакоши (Funakoshi, 1992) указывал на невозможность произвести достаточно обоснованное подразделение анчоуса на сезонные расы и пространственные группировки внутри как япономорской, так и тихоокеанской популяции ПО отдельным морфологическим характеристикам, предлагал однако, принять подразделение «локальные популяции» (local population) в том смысле как их определял К. М. Завадский (1961) введя термин «местная популяция». В частности, на примере южного побережья о. Хонсю между мысами Сиономисаки и Инубо С. Фунакоси описал динамику формирования нерестилищ анчоуса в течение всего нерестового периода 1976 г., и на том основании, что к началу весны здесь формируются два обособленных нерестовых участка (у островов Идзу и в Кумано-Надо), (которые, правда, к середине весны сливаются в одно целое), он предположил существование на этой акватории двух «локальных популяций». Обмен особями между ними, по его мнению, происходит постоянно, что и обеспечивает в конечном итоге стабильность численности японского анчоуса как вида.

В зависимости от численности популяции доля крупноразмерных рыб старших возрастных групп в уловах может существенно варьировать. В периоды высокой численности доля рыб старших возрастов (более 3 лет) в промысловых уловах у японского анчоуса значительно выше, чем в периоды снижения численности, когда они могут почти полностью исчезать из уловов (Nakao, 1979), что свидетельствует, по мнению С. Фунакоси (1992), о различной «экологической продолжительности жизни» у анчоуса из разных сезонных группировок. Тот факт, что разные сезонные группировки анчоуса имеют разную среднюю (весенне-нерестующий продолжительность жизни анчоус более долгоживущий, а летне-осенний анчоус более короткоцикловый,

живущий, в среднем, менее двух лет), как считает С. Фунакоси, является одним из главных оснований предложенного им для японского анчоуса подразделения на «локальные популяции».

М. Сухара с соавторами (Suhara et al., 2013) обратил внимание на нерестовой зависимость сроков активности характеристик И нерестовиков от географического положения нерестилищ. субарктических водах, по их данным, нерестятся в основном крупнее особи (длина тела AC>120 мм, и вес>20 г) с гонадо-соматическим индексом более 7. Абсолютная плодовитость в этой группе около 18000, а относительная порядка 700 икр./г. Нерест идет здесь в июне-июле. В субтропических водах нерест идет практически круглогодично, за исключением декабря и января. В весенний период здесь преобладают также крупные особи (АС>120 мм, вес тела>20 г, гонадосоматический индекс (ГСИ)>5) с высокой абсолютной (>4500) и относительной (>300) плодовитостью, однако, в летне-осенний период здесь нерестятся мелкие (иногда АС<60 мм) особи с абсолютной плодовитостью 50 и относительной порядка 30 икр./г. Это, по мнению авторов, является характерной для японского анчоуса адаптацией репродуктивной экологии к разнообразным условиям в его обширном ареале.

В течение года самки японского анчоуса, как считают И. Цурута и К. Хиросе (Tsuruta, Hirose, 1989) может нереститься более 20 раз, что больше, чем у северного или перуанского анчоуса (Hunter, Leong, 1981). Общая продолжительность нерестового сезона для одной самки может превышать 3 месяца (Funakoshi, 1992).

Количество желтковых ооцитов на наиболее продвинутой фазе роста у японского анчоуса по данным С. Усами и Х. Сугияма (Usami, Sugiyama, 1962) во время пика нерестовой активности в мае - июле может быть от 7300 до 35000 экз.; количество их увеличивается по мере созревания рыб, а также с возрастом.

В аквариальном эксперименте было установлено, что ежедневная продукция икры одной самкой варьирует от 1 до 1031 икринок. Средняя ежегодная продукция икры самкой японского анчоуса по расчетам Такао К. с соавторами (Takao, Kishida, Ueda, 1983) близка к 21000 икринок.

В северо-западной части Японского моря (бухта Киевка) общее число ооцитов у самки в пик нереста колеблется от 22000 до почти 50000 икринок, а количество желтковых ооцитов на наиболее продвинутых фазах роста находится в пределах от 8300 до почти 18000 (Набиев, 1980), что согласуется с данными японских авторов для субарктических вод (Suhara et al., 2013).

В течение нерестового периода средняя удельная порционная плодовитость у японского анчоуса значительно варьирует: от примерно 200 икр./г до более чем 600 икр./г (Tsuruta, Hirose, 1989). По данным Хантера и Голдберга (Hunter, Goldberg, 1980) для калифорнийского анчоуса *Engraulis mordax*, который по своим биологическим характеристикам очень близок к японскому анчоусу, удельная порционная плодовитость составляет в среднем 390 икр./г, а у хамсы *Engraulis encrasicholus* - в среднем 517 икр./г. в Бискайском заливе (Sanz, Vriarte, 1989) и 532 икр./г. – Черном море (Архипов и др. 1991).

При различных температурных условиях размер икринок существенно варьирует: с увеличением температуры ее диаметр уменьшается, в то время как порционная плодовитость увеличивается (Funamoto, Aoki, 2002), что рассматривается некоторыми авторами как экологическая адаптация в условиях высокой естественной смертности на стадии икры (порядка 80%) (Wan, Bian, 2012). Средняя длина икринок (по данным для внутреннего моря Японии - Сето), например, уменьшается от 1,5 мм в марте (наиболее холодный месяц) до 1,2 мм в июле-сентябре. В экспериментальных условиях удалось показать, что искусственное понижение температуры воды также стимулирует анчоуса производить более крупную икру (Imai, Tanaka, 1987).

Х. Блакстер и Г. Хемпел (Blaxter, Hempel, 1963; цит по Imai, Tanaka, 1987) указывают на то, что продолжительность периода, когда происходит переход на внешнее питание зависит от размера желтка, поэтому размер желтка является важным показателем, влияющим на выживаемость на ранних стадиях развития.

Нерест у японского анчоуса отмечается практически по всему его ареалу, вплоть до о. Сахалина в Татарском проливе (Дружинин, Фридлянд, 1951; Дарда, 1968) и Курильских островов (Шелехов и др., 1997), а так же в открытом океане до 153° в.д. (Шелехов и др., 1995), а по данным японских исследователей до 160° в.д. (Odate, 1957) и в Восточно-Китайском море приблизительно до 28° с.ш. на юге (Funakoshi, 1992). В 1998 г. был отмечен нерест анчоуса в южной части Охотского моря (Шелехов, 1999б). Более 90% икры японского анчоуса отмечается на расстоянии до 30 миль от побережья, в заливах и бухтах (Mori et al., 1988; Zenitani et al, 1995).

В нерестовых скоплениях анчоуса обычно с небольшим перевесом преобладают самки (Храпкова, 1961; Беляев и др., 1991).

В зависимости от гидрологических условий и численности популяций сроки нереста и площадь нерестилищ могут значительно изменяться, особенно в северной части ареала.

При высокой численности популяции нерестовый ареал пелагических рыб района Куросио может существенно расширяться (Беляев, 1988). Если в период с 1948 по 1951 гг. анчоус подходил в воды Сахалина только в осенний период и нагуливался, то в 1952-1959 гг. его подходы были более ранними, и он не только нагуливался в водах Сахалина, но и нерестился (Дружинин, Фридлянд, 1951; Дарда, 1968).

Нерестовая активность анчоуса в заливе Муцу (Сангарский пролив) отмечается в основном с мая по июнь (Usami, Sugiyama, 1962). Н. Камия (1916), проводивший исследования по японскому анчоусу в заливе Тотеяма, указывает, что его нерест там длится почти круглый год, а

массовый проходит в 2 этапа. Первый проходит с апреля по август, а второй - с сентября по декабрь. К западу от о. Кюсю отмечается похожая модель нереста (Ogawa, 1976).

В 1993 г. нерест анчоуса был отмечен в ноябре - декабре на 38° с.ш. у тихоокеанского побережья о. Хонсю при температуре воды у поверхности 17 - 18° С (Беляев и др., 1994).

У южного побережья Корейского полуострова нерест может идти в отдельные годы в течение 9 месяцев, однако массовый нерест наблюдается с середины апреля до начала октября (Kim, 1988).

В северо-западной части Японского моря нерест обычно происходит у берега над глубинами 30-40 м, при Т=14-19°С (Веденский, 1957, 1958; Пушкарева, 1961). Нерест начинается здесь, когда вода у поверхности прогревается до 12°С. В заливе Петра Великого нерест идет с мая по август (Пушкарева, 1970). В Восточно-Корейском заливе нерест анчоуса идет с мая по октябрь (Son, 1971). В 1960 году в зал. Петра Великого анчоус появился в конце мая, а массовый его отход из этого района произошел уже в конце июля - начале августа. Наиболее интенсивно нерест проходил в июне - июле над глубинами 10-30 м на расстоянии 1 - 6 км от берега (Пушкарева, 1961), над глубинами более 70 м икра почти не встречалась. В 1996 г. пик нерестовой активности пришелся на вторую половину июля, а икра встречалась со второй половины мая до начала сентября (Shelekhov, Davidova, 1997).

Таким образом, для японского анчоуса характерен очень растянутый нерестовый сезон; его нерест продолжается в ходе как нагульных, так и зимовальных миграций.

Нерест анчоуса может идти при значительном опреснении, а личинки и молодь часто тяготеют к опресненным участкам в устьях рек (Пушкарева, 1970; Храпкова, 1960, 1961; Funakoshi, 1992).

Личинки анчоуса часто, как и икра, переносится течениями на значительные расстояния от места нереста (Шелехов, 1996). Основу

питания личинок анчоуса составляют науплии копепод, и их обилие существенно влияет на выживание личинок.

Личинки копепод всегда более многочисленны в заливах и бухтах, чем в открытых участках, и поэтому их численность сильно подвержена влиянию опреснения верхнего слоя водной толщи, что, в конечном итоге, сказывается на выживание личинок анчоуса. Между периодами вспышек численности науплий и временем появления в прибрежной зоне личинок анчоуса отмечается довольно четкая положительная связь (Funakoshi et al., 1983; Funakoshi, 1992).

На выживание личинок анчоуса у южного побережья о. Хонсю большое влияние оказывает также система вихревых образований на северной периферии потока Куросио и степень развития этих образований.

Как считает М. Кобаяси с соавторами (Kobayashi et al., 1984), модель системы течений в районе Кумано-надо и Энсю-надо (одни из основных районов нереста анчоуса) значительно изменяется под воздействием изменений в положении оси Куросио (фиксированном более чем в полумесячный период) и характерна для каждого типа прохождения Куросио. Циклонические циркуляции в этом районе наиболее выражены в периоды существования большого меандра Куросио. Так в 1976 - 1979 гг., когда меандр Куросио был сильно развит, добыча личинок анчоуса в префектуре Сидзуока сократилась почти в 2 раза (Funakoshi et al., 1983). Низкой в эти годы была и продукция икры у тихоокеанской популяции в целом (Kenji, 1997).

Выживаемость личинок сильно зависит и от пресса хищников. Например, Р. Д. Месот и другие исследователи (Methot, 1986; Folkvord, Hunter, 1986) указывали на то, что численность молоди северного анчоуса сильно страдает от выедания молодью скумбрии и половозрелым анчоусом. Тейлакер и Ласкер (Theilacker, Lasker, 1974) обнаружили, что большое количество личинок калифорнийского анчоуса выедается

эвфаузидами (*Euphausia pacifica*). Йокота (Yokota, 1957) также полагает, что одной из причин резкого уменьшения численности личинок японского анчоуса после достижения длины около 12 мм является увеличение количества хищников, потребляющих их.

Экспериментальные работы с личинками северного анчоуса подтверждают, что личинки с длинной тела более 15 мм почти в два раза чаще становились объектом нападения взрослых особей анчоуса и молоди скумбрии (Folkvord, Hunter, 1986).

Для обоюдное личинок анчоуса установлено влияние температурных условий среды и доступности пищи на темп роста и выживаемость на ранних стадиях (Methot, 1983; Pepin, 1991; Takasuka, Aoki, 2006). При этом, если на севере нерестового ареала, в зоне смешения, основное влияние на выживаемость оказывает температурный фактор, то на южных нерестилищах он сказывается в меньшей степени, в основном при значительном превышении оптимума (около 22°C). Эти факторы, по мнению авторов, как и в случае с северным анчоусом, оказывают влияние, главным образом, на темп роста и на время прохождения отдельных стадий развития, которые обусловливают, в свою очередь, уровень зависимой от хищников смертности личинок.

В зоне смешения течений Куросио и Ойясио исследования выживаемости пополнения анчоуса показали, что молодь с темпами роста менее 0,41мм/день в возрасте около 2 месяцев практически не имела шансов на выживание (Takahashi, Watanabe, 2004).

Миграции анчоуса на север ареала проходят по мере прогрева поверхности воды до 8-10°С. Отход молоди и взрослых особей анчоуса в южную часть ареала с северных границ ареала происходит в ноябре при T=6-8°С. В прибрежной зоне зал. Петра Великого молодь анчоуса держится с июля по ноябрь (Пушкарева, 1961). При низкой температуре воды у побережья анчоус туда не подходит. Отмечались случаи массовой

гибели анчоуса у побережья при резкой смене температурного режима под влиянием сгонных ветров (Дарда, 1968).

В Тихом океане миграционные пути анчоуса проходят в основном вдоль побережья о. Хонсю и о. Хоккайдо (Kondo, 1969). Наиболее плотные скопления японского анчоуса в нагульный период образуются обычно на периферии фронтальных зон, в районах, с наибольшей первичной продукцией.

В период зимовки скопления половозрелого анчоуса встречаются в основном у юго-восточного побережья о. Хонсю с тихоокеанской стороны, у побережья о. Хонсю к югу от п-ова Ното в Японском море и у о. Кюсю в Восточно-Китайском море (Kondo, 1967).

Ранее высказывалось предположение, что максимальный возраст японского анчоуса два года (определение по годовым кольцам на чешуе) (Asami, 1962; Bayliff, 1967), а по мнению корейских специалистов, его предельный возраст может быть более четырех лет (4+) (определение по зонам с различной оптической плотностью на отолитах) (Кіт, 1988). С. Фунакоси (Funakoshi, 1992), как уже отмечалось выше, полагал, что средняя (от 1 до 3 лет) и абсолютная продолжительность жизни у анчоуса разных сезонных группировок отличаются и, кроме того, меняются в зависимости от состояния популяций.

К концу первого года жизни анчоус достигает в среднем 9-11 см, второго - 12-14 см. Максимальные размеры анчоуса около 17 см при массе 40-45 г (Степаненко, 1986), однако предельные размеры анчоуса в разных частях его ареала могут существенно различаться (Bayliff, 1967).

В период с 1952 по 1959 гг. у о. Сахалин анчоус был в возрасте от одного года до четырех лет (определение по годовым кольцам на чешуе), но доминировали трехлетние (2+) особи. Средние длина и масса анчоуса в этот период были 13,9 см и 22,4 г, соответственно. (Дарда,1968).

1.2. Регистрирующие структуры и определение возраста японского анчоуса.

Для определения возраста рыб и рыбообразных используется большой набор элементов скелета, а у костистых рыб также чешуя (Beamish, McFarlane, 1987 и др.)

Наиболее широкое применение для определения возраста рыб получили чешуя и отолиты, в силу того, что они, как правило, требуют наименьших усилий при сборе и предварительной обработке, а также имеют обычно хорошо различимую структурированность, зависимую от возраста.

1.2.1. Отолиты

У рыб и рыбообразных отолиты бывают трех типов: 1) аморфный отолит из полностью слившихся отоконий (миноги); 2) композиционный отолит, представляющий из себя конгломерат из не слившихся кристаллов - отоконий (пластиножаберные и двоякодышащие); 3) цельный отолит, поликристалл содержащий органический и неорганический компоненты и формирующийся за счет периодического поочередного отложения этих компонентов по всей поверхности (костистые рыбы) (Лычаков, 1994).

Цельный отолит состоит из карбоната кальция, причем карбонат кальция присутствует в нем у большинства видов в форме арагонита, имеющего игольчатую структуру и только у наиболее древних видов - в форме фатерита (ватерита) (Апс и др., 1982; Degens et al., 1969; Лычаков, 1995).

В вестибулярном аппарате содержится 3 пары отолитов. Самый большой из них (sagitta) располагается в вентральном отделе, там же размещается и самый маленький у большинства костистых рыб слуховой

камешек - asteriscus. Третий слуховой камешек (lapillus) помещается в дорсальном отделе.

Цельные отолиты растут путем отложения карбоната кальция на белковую матрицу - отолин. Кальций, для формирования отолитов поступает в основном с пищей, причем, интенсивность отложения кальция в отолитах пропорциональна температуре воды (Degens et al., 1969; Irie et al., 1967; Irie, 1960; Mugiya et al., 1981).

Интенсивность отложения неорганического и органического компонента у личинок изменяется с суточной периодичностью (Pannella, 1971; Rě, 1984; Moksness, Wesperstad, 1989), кроме того, существует сезонная периодичность (Molander, 1947; Мина, 1965). Поскольку зоны с различным соотношением органики и арагонита отличаются друг от друга и по цвету и по прозрачности, возможно визуально наблюдать периодичность в их отложении (приросты) и, таким образом, получать информацию об условиях обитания рыбы, ее возрасте и т.д. В течение жизни рыб интенсивность отложения того или иного компонента может сильно варьировать в зависимости как от условий окружающей среды, так и от состояния организма.

Проведенные к настоящему времени исследования показали, что приросты на отолитах продолжают формироваться при голодании (Taubert, Coble, 1977; Marshall, Parker, 1982; Campana, 1983) и при круглосуточном освещении (Campana, Neilson, 1982), однако, как считает Я. Мугийа с соавторами (Mugiya et al., 1981), ритм роста отолитов в целом синхронизирован с природным фотопериодом.

Наблюдения за формированием отолитов у "диких" и выращиваемых в искусственных условиях личинок показали, что у последних отолиты растут гораздо медленнее после выклева и приросты вещества отолитов менее отчетливы, как предполагается, за счет нарушения естественной периодичности светового режима и худших водного режима и условий питания (Tsuji, Aoyama, 1984; Dale, 1984;

Methot, 1981; Barkman et al., 1981; Alemany, Alvarez, 1994; Mosegaard et al., 1988; Moksness et al., 1987). Было установлено, что голодание сказывается на отчетливости микроструктуры отолитов (Hales, Hurley, 1991; Zhang, Runham, 1992).

При снижении температуры воды ниже критического для конкретного вида значения формирование различимых суточных приростов на отолитах прекращается (Marshall, Parker, 1982), причем для половозрелых и неполовозрелых особей это происходит при разных температурах (Namiki et al., 2010). Для половозрелых особей японского анчоуса формирование различимых суточных приростов прекращается уже при температуре менее 13-14°C, в то время как у личинок они продолжают формироваться и в зимний период, при более низких температурах.

В исследованиях, проведенных на многих видах рыб, отмечалось, что закладка первых приростов на отолитах происходит еще до выклева личинок (могут образовываться 1 - 2 слабо различимых у крупных личинок кольца, предшествующие широкому, заметному практически на всех образцах кольцу, появляющемуся при выклеве), далее закладка колец может происходить ежесуточно (Taubert, Coble, 1977; Pannella, 1974, 1980; Brothers, McFarland, 1981; Neilson, Geen, 1982; Radtke, Dean, 1982; Geffen, 1982; Moksness et al., 1987; Campana et al., 1987; Watanabe et al., 1988; Watanabe, Kuji, 1991; Mugiya, Oka, 1991; Alemany, Alvarez, 1994 и др.).

У некоторых видов приросты на отолитах в период эндогенного питания личинок практически не заметны под светооптическим микроскопом, это давало повод многим исследователям предполагать, что первые приросты после выклева начинают закладываться при переходе на экзогенное питание (Rě, 1984; и др.). У хамсы формирование первого кольца после выклева отмечалось при формировании челюстного аппарата и появлении пигментации глаз, когда личинки переходят на

внешнее питание (Brothers, Mathews, Lascer, 1976). Японские исследователи, используя электронную микроскопию (Tsuji, Aoyama, 1984), для японского анчоуса сделали аналогичные наблюдения.

За последние 20 лет число публикаций по исследованию микроструктуры отолитов и определению возраста по этим регистрирующим структурам росло в геометрической прогрессии. Слуховые камешки исследованы у нескольких сот видов рыб и кальмаров из более чем 50 семейств (Stevenson, Campana, 1992). При исследовании этих видов было описано более 100 различных способов извлечения, обработки и интерпретации структуры отолитов.

Критерием для визуального определения суточного кольца (прироста) на отолитах у личинок многие авторы считают их непрерывность и различимость даже если препарат находится не точно в фокусе микроскопа (Palomera et al., 1988; Sogard, 1991).

При работе с отолитами взрослых рыб принципиальное значение имеет вопрос визуального различения опаковых и гиалиновых зон сезонного роста. В литературе встречаются различные мнения о том, зоны с преобладанием какого компонента - органического или неорганического более прозрачны в видимом световом спектре. Эти расхождения мнений приводят к различному употреблению терминов "гиалиновая зона", "опаковая зона" (Blacker, 1969, 1974; Irie, 1955, 1960; Mugiya, 1965). Блэкер Р. (Blacker, 1975) предложил следующее определение: гиалиновыми называть такие зоны, которые выглядят темными при рассмотрении отолитов на черном фоне в отраженном свете и светлыми - в проходящем свете; опаковые зоны выглядят светлыми на черном фоне в отраженном свете и темными в проходящем свете. Главным недостатком в этом определении является недооценка принципа относительности оптической плотности смежных зон (Mina, 1968). Исходя из этого принципа гиалиновые зоны следует определять как более прозрачные, а опаковые - менее прозрачные.

Р.А. Апс (1982), придерживаясь принципов, предложенных М.В. Миной (1965, 1968), считает, что зоны роста отолитов, соответствующие летнему, быстрому росту рыб - опаковые, а зимнему, медленному росту и задержкам роста в другие периоды - гиалиновые. Опаковые зоны содержат относительно больше органики, чем гиалиновые.

В большинстве работ в качестве основного измерения отолита используется его радиус, измеренный от центра отолита до его заднего края в виду его наибольшей величины. В некоторых работах, однако, радиус отолитов определялся вдоль его короткой оси в дорсальном направлении (D'Amours et al., 1990). Радиусом ядра отолита считается расстояние от центра до первого кольца (кольцо выклева).

Модель роста отолитов отличается от модели линейного роста рыбы (Spratt, 1972; Mosegaard et al., 1988; Reznick et al., 1989; Molony, Choat, 1990; Wright et al., 1990) и при работе с взрослыми рыбами очень удобным показателем для выделения возрастных групп часто могут являться размеры и вес отолита (Pawson, 1990). Для нескольких видов рыб уже удалось показать, что рост отолитов стабильнее соматического роста, в частности у тугорослых особей отолиты крупнее, чем у быстрорастущих особей такого же размера (Reznick et al., 1989; и др.).

Ранее для определения возраста было предложено использовать также вес отолита (Templeman, Squires, 1956). Использование веса отолита в сочетании с длиной тела рыбы хорошо себя показало на морском окуне *Sebastes diploproa* (Boehlert, 1985); в сочетании с длиной отолита этот показатель позволил корректно определить возраст у 90% особей круглой сардинеллы *Sardinella aurita* и некоторых других видов рыб (Pawson, 1990; Radtke, Hourigan, 1990; Wilson et al., 1991.

В работах по определению возраста рыб используют все типы отолитов. Основное значение при выборе отолита придается доступности отолита для извлечения и обработки, а также отчетливости меток, что определяется как размером отолита, так и видовой принадлежностью

рыбы. У большинства видов рыб наиболее удобным в работе является sagitta, как правило, самый крупный слуховой камешек. Суточные приросты на нем просматриваются наиболее отчетливо (Stevenson, Campana, 1992).

Sagitta был использован примерно в 60% известных работ по определению возраста рыб, в 25% работ одновременно с sagitta использовался lapillus, на анализе строения только этого отолита основывались лишь 5% работ, asteriscus также использовался примерно в 5% работ, в основном по карповым (Stevenson, Campana, 1992).

1.2.2. Чешуя

У различных групп рыб чешуя имеет различный химический состав и морфологию. В разных систематических группах рыб встречается чешуя трех типов: эласмоидная, ганоидная и плакоидная.

Для определения возраста, в силу недетерминированности своего роста, пригодна только чешуя первого типа, которая встречается у костистых рыб.

Каждая костная чешуя (эласмоидного типа) имеет отчетливо слоистое строение и состоит из параллельно уложенных пластинок, отделенных друг от друга цементирующим веществом и завершающихся уплотненным образованием, называемым склеритом. Рост чешуи у костистых рыб идет посредством образования кольцевых приростов — склеритов специальными клетками — остеобластами.

Структура поверхности чешуи несет информацию не только о возрасте рыбы, но и о различных событиях ее жизненного цикла: созревание, голодание и т.д. (Чугунова, 1952).

У рыб умеренного пояса формирование склеритов происходит в теплое время года, причем продолжительность периода роста чешуи

обычно превышает продолжительность периода соматического роста (Beamish, McFarland, 1987).

Летом межсклеритные расстояния обычно наибольшие, а осенью они сужаются. Зимой у многих бореальных видов рыб склериты перестают формироваться. У рыб субтропического и тропического комплексов формирование склеритов идет круглогодично, но с различной скоростью.

Граница между тесно расположенными склеритами осеннего роста и широко расположенными склеритами весенне-летнего роста называются годовыми кольцами, и разделяет зоны роста предыдущего и последующего годов. Эти образования становятся хорошо заметными на чешуе весной или в начале лета. С возрастом время проявления годовых колец на чешуе может существенно изменяться и затягиваться даже до конца лета (Махмудбеков, 1939; Чугунова, 1952).

Чешуя содержит не всегда метки, которые ОНЖОМ как годовые. Довольно интерпретировать часто, поэтому, ОПЫТ исследователя представляется основным критерием в правильности определения возраста (исследователь сам определяет, какую чешую включить в выборку, а какую исключить из нее как не подходящую для определения возраста). Это так же приводит к искажению представления о возрастной структуре (Beamish, McFarlane, 1987).

Кроме годовых колец на чешуе могут встречаться «дополнительные кольца», возникающие в силу различных причин, например: переход на следующую стадию развития, резкое изменение скорости роста, созревание и др.

Чешуя у многих рыб легко нарушается и утрачивается, а после восстановления теряет свою первоначальную структуру, что делает невозможным ее использование для изучения возраста. В старших возрастных группах определение возраста по чешуе более затруднительно, чем в младших; процент ошибочных определений

существенно возрастает (Miller, 1955; Hayashi, Kondo, 1957; Beamish, McFarlane, 1987).

Имеется также множество других свидетельств того, что метод определения возраста по годовым кольцам на чешуе не может использоваться для отдельных видов, старших возрастных групп многих (особенно долгоживущих) видов и даже к отдельным популяциям некоторых видов (Beamish, McFarlane, 1983; Leaman, Beamish, 1984; Taubert, Tranquilli, 1982). На примере трех видов рыб: эмбиотоки *Hyperprosopon argenteus*, полосатого лаврака *Morone saxatilis*, малоротого окуня *Micropterus dolomieui* было показано, что у особей с известным возрастом до 4+ лет совпадение с определением возраста по отолитам было 100%, а по чешуе лишь 71%, 80% и 75% для каждого вида соответственно (Heidinger, Clodfelder, 1987).

Вероятно, незаслуженно малое внимание пока еще уделяется возможности использования в качестве индикатора возраста количества склеритов. Этому способствует как довольно сложная модель закладки склеритов на чешуе в зависимости от сезона и возраста рыб (Иванков и др., 1997), так и очень чуткое ее изменение в зависимости от принадлежности особи к той или иной внутривидовой группировке, как, например, у нерки (Бугаев, 1995).

Годовые кольца на чешуе различных систематических групп рыб имеют различную структуру. У сельдевых сужение склеритов заметно только вдоль заднего края чешуи. Годовые кольца у них резко очерчены, идут параллельно краям чешуи имеют вид разрыва В последовательности склеритов (Phillips, 1948), а не областей сближенных склеритов, как на чешуе карповых и лососевых. У анчоусовых на чешуе встречаются годовые кольца как «лососевого» так и «сельдевого» типа, а также «смешанного» типа (со сближенными склеритами на заднем крае чешуи и разрывами склеритов на боковых поверхностях чешуи) (Hayashi, Kondo, 1957).

Особое значение при определении возраста по чешуе уделяется идентификации годовых и дополнительных меток. Как правило, у большинства рыб годовые метки более отчетливы, чем дополнительные, поэтому их расположение устанавливается при просмотре чешуи от нескольких экземпляров и используется при дальнейшей обработке особей данной выборки как эталон (Кагановская, 1937).

Определение возраста рыб с помощью отолитов, как считает Р. А. Апс (1982) обычно более надежно, чем с помощью чешуи, поскольку отолиты не имеют тех недостатков, которые свойственны чешуе: 1) остановка роста чешуи при достижении рыбой определенного возраста («нерегулярный» рост чешуи начинается уже с наступлением половой зрелости) (Ausen, 1976; Nordeng, 1961; Simard, Magnin, 1972); 2) край чешуйной пластинки может резорбироваться при длительном голодании, наступлении половой зрелости, сильном изнурении во время нерестовых миграций, а также из-за неполноценной диеты, поскольку чешуя кроме защитных функций в организме рыб выполняет также функцию резервуара кальция (Simkiss, 1974); 3) в онтогенезе чешуя появляется гораздо позже отолитов и поэтому непригодна в большинстве случаев для определения возраста и изучения роста рыб моложе одного года (Апс, 1982).

В свою очередь отолиты также могут иметь следующие недостатки, затрудняющие их применение для определения возраста рыб: 1) полное или частичное перерождение кристаллической структуры одного или обоих отолитов (Апс, 1982); 2) асимметричность отолитов одной пары, заключающаяся как в разнице размеров отолитов, которая все же всегда меньше разницы в размерах чешуй с разных участков тела, так и различном числе приростов на них (Hourston, 1968; May, 1974; Reinsch, 1968). Однако следует заметить, что эти явления относительно редки и не могут поставить под сомнение сам метод определения возраста рыб по отолитам. При сравнении результатов определения возраста ряпушки

Coregonus albula по чешуе и отолитам, полученных в результате длительного наблюдения за изолированной стаей рыб, было показано, что первый из методов дает гораздо менее адекватные результаты (Aass, 1972).

Еще один метод определения возраста рыб - с помощью анализа размерных рядов - достаточно прост и не требует больших затрат времени и средств, но может быть полезен лишь для исследований фазы быстрого роста в жизненном цикле рыб и не применим для исследований в старших возрастных группах долгоживущих видов (Foucher, Fournier, 1982). Т. Kinoshita (1969) использовал для разделения полимодальных распределений длин тела в уловах анчоуса графический метод "probability paper". Однако, четкость и обоснованность выделения особей из областей перекрывания смежных нормальных распределений оказалась слабой, особенно при небольшом размере выборок. Для японского анчоуса этот метод также применялся (Tanaka, 1956).

Для исследования роста рыб в 1910 - 1913 гг. были разработаны методы обратного расчисления размеров рыб в определенном возрасте с использованием измерений годовых колец на чешуе (Lea, 1910) и костях (Терещенко, 1913), которые получили в дальнейшем широкое распространение, и неоднократно подвергались в дальнейшем проверке и усовершенствованию (Ли, 1920; Шерифф, 1926; Монастырский, 1926, 1930; Тюрин, 1929; Аврутина, 1929). В то же время разрабатывались методы анализа роста рыб по относительным числовым показателям (Маркун, 1927; Шмальгаузен, 1928; Рабинерсон, 1929, Васнецов, 1934). Несмотря на многочисленные недостатки этих методов, связанные с особенностями роста и изменениями структуры чешуи и времени закладки меток с возрастом, а также существенной у большинства видов трансгрессией всех числовых показателей в ряду поколений, они продолжают развиваться и применяться многими исследователями.

Для описания роста рыб, его параметров, ЧТО является необходимым элементом при изучении запасов рыб, наиболее часто используется уравнение Берталанффи (Von Bertalanffy) (Xoap и др., 1983). Однако применение ЭТОГО уравнения имеет некоторые ограничения. Например, для короткоцикловых рыб, таких как анчоус, как отмечал Й. Ямагучи (Yamaguchi, 1975), это уравнение мало подходит из-за того, что у таких видов точка перегиба кривой роста наблюдается очень рано. Для калифорнийского анчоуса удалось достаточно удачно описать рост с помощью двух следующих друг за другом кривых Гомперца (Zweifel, Lasker, 1976). Использование модели Гомперца, как показала проведенная Д. Паули генерализация наиболее часто используемых уравнений роста животных привязкой основополагающим обменным процессам (Pauly, 1979: цит по Moreau, 1987), вполне обоснованна, поскольку, она, как и модель Берталанфи, $dW/dt=HW^{d}-KW^{m}$ зависимость известную интегрируется уравнение весового роста животных. Кроме того, для каждого вида рыб имеется свой относительно постоянный индекс роста $P = log_{10}K + log_{10}W_{\infty}$, и у каждого вида есть лишь ограниченное число комбинаций параметров уравнения роста \mathbf{W}_{∞} и \mathbf{K} .

Наиболее точные и объективные данные о росте рыб получаются при мониторинге отдельных популяций каждого вида за достаточно продолжительный период, что редко удается осуществить на практике по целому ряду причин. Однако, использование различных регистрирующих структур для определения возраста на различных стадиях жизненного цикла, которое может значительно уменьшить ошибку определения возраста - более легко достижимый и целесообразный путь исследований (Chilton, Beamish, 1982; Chilton, Bilton, 1986).

Для определения возраста половозрелого анчоуса применялись в основном три методики: по годовым меткам на отолитах, чешуе и по размерному составу уловов.

Несмотря на достаточно малую продолжительность жизни анчоуса (до 4-х лет) (Кіт, 1988), сравнимую с продолжительностью жизни других видов этого рода (Майорова, 1939; Spratt, 1972; Dimmlich, Ward, 2006; Canales, Leal, 2009), определение его возраста вызывает большие затруднения. Большая продолжительность нерестового периода приводит к появлению сезонных когорт, которые смешиваются в скоплениях анчоуса, что приводит к очень сложной композиции меток на регистрирующих структурах (Hayashi, Kondo, 1957).

Рост анчоуса, и соответственно регистрирующих структур, сильно замедляется уже на втором году жизни: в первые 2 месяца жизни скорость роста личинок составляет обычно 0,6-0,8 мм/сутки (собственные наблюдения). Среднесуточный прирост анчоуса в пересчете на первый год жизни равен примерно 0,3 мм, но уже на следующем году он снижается в 5-6 раз (Пушкарева, 1970).

Использование подсчета суточных колец на отолитах японского анчоуса дает хорошие результаты при определении возраста в разных возрастных группах (Zenitani, Kono, 2012), даже, несмотря на некоторые особенности роста отолитов в разных условиях, выявленные в аквариумных экспериментах (Namiki et al., 2010). Однако, при работе с отолитами анчоуса всегда следует учитывать, что во время зимовки и при кратковременных температурных стрессах в период нагульных миграций у молоди и половозрелых особей анчоуса могут формироваться зоны роста без видимых суточных приростов, и, соответственно, вносить корректировку по времени формирования этих зон.

В ихтиологии все чаще находят применение исследования химического состава отолитов (Campana, 1999). Одновременно с этим, осуществляются активные исследования экологических и физиологических факторов, влияющих на включение микроэлементов в отолиты.

Основной парадигмой почти всех исследований химии отолитов является то, что химический состав воды - ведущий фактор, влияющий на химический состав отолитов.

Основное внимание уделяется небольшому количеству наиболее распространенных элементов в силу их способности к включению в структуру отолитов (Campana, 1999; Secor, Rooker, 2000; McPhie, Campana, 2009), таким как стронций, барий, марганец и др.

Многие авторы полагают, что температура или физиологические события, такие, как нерест во взаимодействии с химическим составом воды оказывают комплексное воздействие на химический состав отолитов морских видов (Campana et al., 1994; Mugiya, Tanaka, 1995; Martin et al., 2004; FitzGerald et al., 2004). Были сообщения об успешном практическом применении анализа содержания стронция и ряда других элементов в отолитах для морских видов, дающем описание отдельных периодов жизни, таких как происхождение или географического распределение для некоторых популяций рыб; однако, они, как правило, требуют рассмотрения дополнительной информации, концентрации нескольких элементов, изотопов, данные о температуре, и динамики популяций (Severin et al., 1995; Thorrold et al., 1998; Rooker et al., 2003; Nishimoto et al., 2010; Zenitani, Kimura, 2007). В частности, последним авторам удалось обнаружить достоверные различия в концентрации марганца в отолитах постличинок и неполовозрелой молоди анчоуса, нагуливающейся во внутреннем море Сето и к югу от него в зоне Куросио, в то время как по стронцию и барию таких различий обнаружено не было.

Все чаще в последнее время обращают внимание на соотношение стабильных изотопов в тканях морских животных, как маркеров, содержащих пространственную информацию, которая может быть использована для отслеживания направления миграций у чисто морских видов (Barnes et al., 2009; Graham et al., 2010). В настоящее время, для рыб

таких исследований сравнительно мало (Secor et al., 1995; Zimmerman, Reeves, 2000; Secor et al., 2001; Zimmerman, 2005; Yang et al., 2006; Tanaka et al., 2008; Trueman et al., 2012). Как правило, используются изотопы С, О, N, (в первую очередь в отолитах), поступающих с пищей, концентрация которых существенно различается, например, в открытом океане и в прибрежных водах, Это позволяет отслеживать не только перемещения рыб по ареалу, но и переход с одного рациона на другой (перемещение в онтогенезе по пищевой цепи).

Таким образом, как показали многочисленные исследования, японский анчоус, имея достаточно сложную внутрипопуляционную структуру, является довольно трудным объектом для исследований закономерностей формирования возрастной структуры в разные периоды существования популяций и на различных по экологии участках его ареала.

Возраст-регистрирующие структуры, в первую очередь отолиты, при их детальном и всестороннем исследовании могут дать, на наш взгляд, уникальную информацию о жизненном цикле и формировании структуры популяций японского анчоуса.

ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Методики сбора, обработки материалов для описания распределения и биологии, расчета численности и продукции японского анчоуса

Для анализа особенностей распределения японского анчоуса на разных стадиях развития в различные сезоны и в разных популяциях по его ареалу нами использовались данные экспедиций научно-исследовательских судов ТУРНИФ и ТИНРО-центр за 1974-2004 гг., совместных экспедиций на японских научно-исследовательских и поисковых судах за 1996, 1997, 1998 гг., исследований на маломерных судах ТИНРО-центр в заливе Петра Великого с 1996 по 1998 гг., экспедиции на промысловом судне БАТМ «Бородино» в 1998 - 1999 гг., а также данные японских, корейских и российских авторов (Kondo, 1957; Funakoshi, 1992; Kim, 1988; Пушкарева, 1970; Дарда, 1968, и др.), японского рыбохозяйственного агентства (Japanese Fishery Agency, 1979, 1986) (Табл. 2.1).

Для определения размерного состава анчоуса в уловах использовались массовые промеры (длина тела АС, до 100 шт). Всего в период с 1980 по 2001 гг. на судах ТИНРО-центра было сделано 295 массовых промеров 39158 экз. анчоуса, в том числе 206 промеров (29773 экз.) в Тихом океане, 54 (6395 экз.) в Японском море и 33 (2747 экз.) в Охотском море.

Для более детальной оценки размерного, весового составов, соотношения полов и состояния гонад в период с 1974 по 2004 г. на судах ТИНРО-центра и на базе ТИНРО-центра на о. Рейнеке было проведено 198 биоанализов анчоуса (6439 экз.), в том числе возраст различными методами был определен у 1615 экз. анчоуса (786 с использованием отолитов и 1126 – с использованием чешуи).

Таблица 2.1 Материал, использованный при описании распределения японского анчоуса в водах России и открытом океане.

Год, сроки	Кол-в о судов	Результатив- ных станций, шт.	Широта, мин-макс		Долгота, мин-макс		Улов мин-макс, кг.		АС мин-макс, см	
Тихий океан										
1974, декабрь	1	2	36°04'	36°08'	140°50'	140°55'	0,01	27,03		
1977, июль-октябрь	2	11	39°22'	45°04	148°30'	156°50'	0,01	0,01		
1979, май	1	1	38°42'	38°42'	159°52'	159°52'	0,03	0,03	14,5	14,5
1980, июль-сентябрь	4	22	42°40'	44°46'	149°01'	160°15'	0,01	56,47	7	16
1982, апрель-август	2	8	37°51'	45°04'	146°20'	157°25'	0,88	150		
1983, апрель-декабрь	2	32	35°36'	43°04'	141°13'	148°13'	0,01	3,33		
1984, январь-декабрь	4	22	35°47'	43°37'	140°52'	150°13'	0,01	115,38		
1985, июнь-октябрь	1	3	41°58'	42°22'	146°43'	151°41'	0,01	9,34		
1986, март-июль	4	30	34°28'	45°23'	134°48'	158°00'	0,01	9,36		
1987, февраль-декабрь	5	40	35°21'	44°49'	140°52	159°56'	0,01	396	10	17
1988, март-декабрь	4	61	35°43'	44°51'	140°54'	154°55'	0,01	461,54		
1989, апрель-ноябрь	4	96	35°38'	44°16'	141°05'	160°01'	0,01	833,68		
1990, февраль-октябрь	4	128	34°00'	45°20'	134°20'	163°20'	0,01	3521,1	2	17
1991, июль-декабрь	3	83	36°27'	44°22'	140°56'	155°17'	0,01	6000	7	16,5
1992, март	1	5	39°59'	43°21'	149°04'	152°05'	0,04	6,5	5,2	14,5
1993, июнь-декабрь	5	26	40°23'	46°32'	145°28'	162°07'	0,01	27,03	5	15,4
1994, январь-декабрь	2	11	40°28'	45°43''	148°56'	154°16'	0,02	27,03	6	16
1995, январь-август	3	29	39°01'	47°00'	147°02'	165°02'	0,01	83,08	1,7	16
1997, август-сентябрь	4	15	41°23'	45°00'	144°08'	154°00'			9,75	16
2000, август	1	1	44°37'	44°37'	149°55'	149°55'	0,036	0,036	9	12,1
2001, сентябрь-ноябрь	2	55	40°20'	45°57'	146°30'	160°02'	0,001	4680	2,5	16
2004, июнь-июль	1	7	41°34'	44°43'	146°24'	164°32'			9,4	15,5
		0	хотское	море					•	•
1977, июнь-сентябрь	1	61	44°21'	55°38'	144°53'	157°50'	0,03	5	5	20
1985, июль-сентябрь	1	7	46°28'	51°01'	141°04'	141°58'	0,01	0,01		
1986, август-сентябрь	2	2	44°34'	46°40'	141°19'	146°09'	0,01	0,01		
1987, август-сентябрь	2	2	44°34'	44°45'	146°28'	147°01'	0,01	0,01		
1988, сентябрь	1	1	44°15'	44°15'	146°25'	146°25'	7,04	7,04		
1989, август-сентябрь	1	7	44°15'	44°42'	145°58'	146°39'	0,01	178,5		
1990,октябрь	1	1	56°28'	56°28'	138°26'	138°26'	1,32	1,32		
1991, июль-ноябрь	3	14	44°38'	49°00'	143°07'	147°55'	0,02	14	11,5	16
1992, июль-август	1	13	41°37'	46°58'	143°38'	148°36'	0,01	237,7	8	17
1993, июль-август	3	15	44°52'	49°28'	143°33'	149°30'	0,02	271,1	12	16
1994, август-сентябрь	1	8	44°06'	46°23'	142°48'	154°20'	0,01	14,72	2,2	16
1995, июль-август	2	9	44°21'	48°34'	143°10'	155°27'	0,02	1,8	12	15,5

Год, сроки	Кол-в о судов	Результатив- ных тралений, шт.		рота, -макс		гота, -макс	мин	10в * 1-макс, /час.	AC MUH-I	макс,
1996, август-сентябрь	1	3	44°31'	45°01'	145°57'	149°31'	0,02	7,35	10,8	16
1997, август	1	9	45°34'	46°42'	144°48'	148°25'	0,02	1,17	12,4	15,4
1998, август-декабрь	2	29	43°59'	56°45'	140°51'	157°03'	0,01	1619,6	3	17,9
1999, январь	1	1	44°01'	44°01'	145°25'	145°25'	0,02	0,02	11	11
2000, август-октябрь	2	7	45°30'	47°06'	146°23'	151°03'	0,034	41,33	6	16
Японское море										
1981, август-сентябрь	1	8	46°31'	48°15'	138°30'	141°49'	0,01	373,08		
1982, июль	1	1	46°01'	46°01'	141°28'	141°28'	0,01	0,01		
1985, июль-сентябрь	1	20	40°04'	49°47'	131°49'	140°41'	0,01	1,08		
1986, май-октябрь	2	3	40°00'	42°27'	129°31'	133°30'	0,01	3,50		
1987, август-сентябрь	1	5	42°42'	44°32'	133°31'	137°55'	0,01	4,00		
1988, апрель-октябрь	4	29	38°55'	50°46'	129°46'	140°52'	0,01	6,24		
1989, июнь-октябрь	1	33	38°57'	49°30'	130°38'	141°54'	0,04	72,00	14	16
1990, апрель-август	2	47	38°43'	50°30'	130°21'	142°06'	0,02	134,96	12	17
1995, сентябрь-ноябрь	1	52	39°46'	50°22'	129°37'	141°49'	0,01	706,67	1,3	20
1997, сентябрь	1	17	39°50'	45°14'	131°50'	138°25'	0,01	23,00	5	16
2001, сентябрь	1	4	41°06'	46°06'	136°00'	140°24'	0,01	0,12	2,2	7,9
2003, август-октябрь	1	7	42°52'	42°55'	131°45'	131°52'			7,9	15

^{*-} уловы разноглубинного трала за час траления, ** - длина тела в см

У взятых для биологического анализа экземпляров была измерена длина тела до конца средних лучей хвостового плавника (AC) и до конца чешуйного покрова (AD), масса тела общая и без внутренностей, определяли пол и стадию зрелости.

Летом, в период нереста японского анчоуса на северных границах его ареала, нами проводились исследования нерестовой активности в Японском море, в заливе Петра Великого с 1996 по 1998 гг., с использованием поверхностного облова икорной сетью ИКС-80 на 10 минутной циркуляции по стандартной сети станций. Характер этих работ позволил нам определить сроки и динамику нереста в данном районе, а так же собрать материал для аквариальных экспериментов с личинками анчоуса. (рис. 2.1)

Для оценки продукции икры и личинок японского анчоуса в Тихом океане мы использовали данные исследований, проводившихся

ТИНРО-центром в период с 1988 по 1995 гг, и охватывавших в основном акватории вне шельфа, а следовательно вне основных нерестилищ анчоуса (рис. 2.26). Сбор ихтиопланктонных проб осуществлялся по стандартной методике ТИНРО-центра при помощи икорной сети ИКС-80 с глубины 100 м, поднимаемой со скоростью 0,3 м/с (Соколовская, Беляев, 1987).

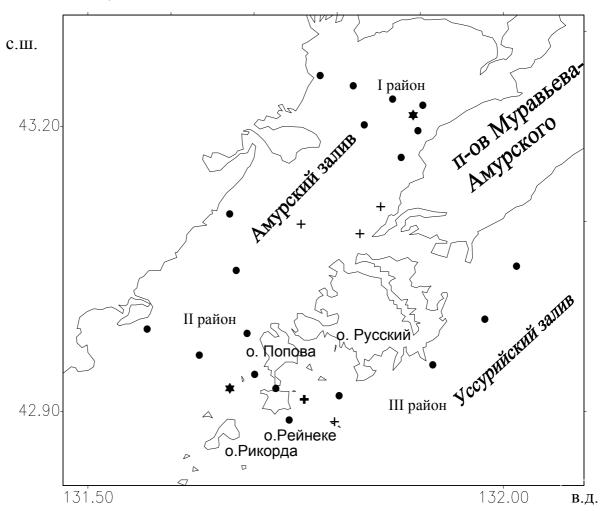


Рис.2.1. Схема ихтиопланктонных съемок в Амурском и Уссурийском заливах в 1996 - 1998 г.

- - ихтиопланктонные станции ИКС-80
- + дополнительные станции ИКС-80
- дрифтерные станции, жаберная сеть

Оценку биомассы и продукции японского анчоуса не возможно было осуществить без привлечения данных съемок на основных нерестилищах в территориальных водах Японии, для чего мы привлекли полученные по обмену данные японских исследователей за период с 1978

по 1996 гг. (с перерывом 1987-1990 гг) (Mori et al, 1986; Zenitani et al, 1995).

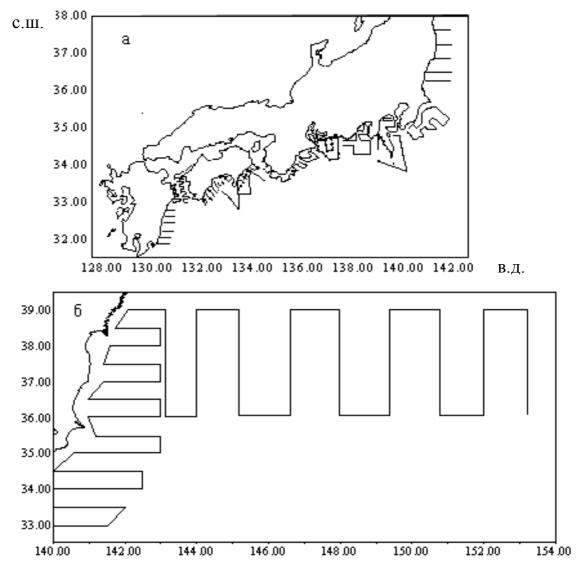


Рис. 2.2. Схема ихтиопланктонных станций выполняемых: а) ежегодно японскими НИИ, б) ТИНРО-центр в 90-х годах (обобщенная схема съемок, май-июнь 1995 г.)

Сбор икры и личинок осуществлялся в этих работах ежемесячно с помощью различных модификаций планктонной сети NORPAC с диаметром входного отверстия 45 см и сетным полотном из газа с ячеей 0,33 мм. Вертикальные траления этой сетью проводились по стандартной сети станций (рис. 2.2.а) с глубины 150 м со скоростью 0,3 м/с. Количество станций и протяженность разрезов изменяется в течении года в соответствии с динамикой нереста основных промысловых рыб этого района.

Продукция икры рассчитывалась помесячно по формуле, предложенной Накаи и Хаттори (Nakai, Hattori, 1962) по данным о плотности распределения икры на 1 м² по квадратам со стороной 30′ (Mori et al., 1988; Zenitani et al., 1995):

$$E_{ij} = \frac{1}{s} * \frac{D_i}{d_{ij}} * A_j * c_{ij}$$
 (1)

где: E_{ij} - продукция икры; s - средняя выживаемость икры до выклева (для анчоуса - 0,6); D_i - количество дней в месяце; d_{ij} - продолжительность инкубационного периода для месяца і при характерных для данного месяца и местоположения квадрата ј среднемесячной температуре и характеристик икры; A_j - площадь ј акватории; \dot{c}_{ij} - средняя плотность распределения икры в i-ый месяц на площади квадрата j, которая рассчитывается по формуле:

$$\bar{c}_{ij} = \frac{\sum_{k=1}^{n} c_{ijk}}{n}, \tag{2}$$

где: c_{ijk} - плотность распределения икры на $1m^2$ на k-ой станции в месяц i на акватории j-ого квадрата; n - число станций, выполненных в j-ом квадрате в данный месяц.

Средняя продолжительность инкубации d_{ij} рассчитывалась по материалам исследований 1978 - 1980 гг. с учетом выживания икринок в зависимости от стадии развития, плотности распределения и сезона как функция температуры (Watanabe, 1958, цит по Zenitani et al., 1995):

$$d_{ij} = \frac{1}{24} * 10^{\left(\frac{a}{t_{ij} + 273} - b\right)},\tag{3}$$

где: t_{ij} - средняя температура воды у поверхности; а - константа (для японского анчоуса - 4060); b - константа (для японского анчоуса - 12,2).

На основании данных о суточной продукции икры нами помесячно рассчитывалась нерестовая биомасса японского анчоуса. Для расчета использовалась формула Хенсена - Апштейна (Алексеев, Алексеева, 1988):

$$E_{sp} = \frac{N_{o-i}}{P_s * S_{o-i}} , (4)$$

где: E_{sp} - биомасса нерестовиков; $N_{o\text{-}i}$ - среднее количество икры на стадиях от вымета до i-ой (возраст менее суток); $S_{o\text{-}i}$ - доля икринок, выживших за сутки; P_s - удельная продукция икры (УПИ).

УПИ определялась по формуле предложенной Ф. Е. Алексеевым и Е. И. Алексеевой (1988, 1996):

$$P_s = \frac{f_r * F}{T},\tag{5}$$

где: f_r - относительная порционная плодовитость средней по массе тела самки (икр./г массы самки без внутренностей); F - доля самок (по массе) от рыб в нерестовый период репродуктивного цикла; t - интервалы между выметом последующих порций икры (в сутках).

Относительную порционную плодовитость японского анчоуса (f_r) на основных нерестилищах мы приняли исходя из аквариальных экспериментов, проведенных Тсурута И. и Хиросе К. (Tsuruta, Hirose, 1989) (табл. 3.14).

Поскольку в течение ихтиопланктонных съемок в наших исследованиях редко удавалось провести контрольные траления в местах массового нереста анчоуса, для определения доли самок (F) мы использовали осредненное значение доли самок по массе из траловых уловов, полученных в различные сезоны 1991, 1992, 1993, 1995 гг. и данные японских исследователей (Tsuruta, Hirose, 1989) (табл. 3.15). Исходя из этих данных F принимается нами равным 0,65.

Мы использовали в наших вычислениях помесячно осредненный межнерестовый интервал, поскольку, как было показано японскими исследователями (Tsuruta, Hirose, 1989) время между выметами порций икры у японского анчоуса варьирует в зависимости от сезона: в апреле к югу от о. Хонсю, например, - около 5 суток, в мае оно составляет уже около 3,5 суток, а в июне - около 2 суток (табл. 3.14).

У калифорнийского анчоуса, близкого по своей физиологии и экологии к японскому анчоусу, время между выметами порций икры в среднем составляет около 7 суток (Степаненко, 1978; Hunter, Goldberg, 1980).

2.2. Методы сбора материала для определения возраста (отолитов и чешуи) и их первичной обработки

Ювенильные и половозрелые особи японского анчоуса для определения возраста отбирали из уловов разноглубинных пелагических тралов различной конструкции, сайровых ловушек и дрифтерных сетей (табл. 2.2).

В настоящее время существует несколько десятков методов извлечения, первичной обработки отолитов и хранения, выбор которых определяется размером, возрастом и видом рыбы, а также зависит от способа фиксации образцов.

В своей работе мы пользовались стандартными методами, описания которых были собраны в специальном обзоре, посвященном исследованиям отолитов рыб (Stevenson, Campana, 1992).

Отолиты извлекали у свежевыловленных особей. У анчоуса с длиной тела более 3 см отолиты извлекали с вентральной стороны головы после удаления жабр и парасфеноида.

На отдельных отолитах японского анчоуса встречаются следы резорбции, либо карбонат кальция откладывается в форме не арагонита, а ватерита, в структуре которого нет слоистости. Однако, количество

частично резорбированных отолитов обычно очень невелико и в разные годы и в различных районах колебалось от 1,3% до 4%

Существенных различий по доле таких отолитов в выборках из Японского моря и Тихого океана обнаружено не было, и они не были выше, чем указанные для хамсы (Майорова, 1939) и балтийского шпрота, *Sptratus spratus* (Апс, 1981). Эти отолиты были исключены нами из дальнейшего анализа.

Таблица 2.2 Материал, использованный при апробации различных методик определения возраста половозрелых особей японского анчоуса и описании их биологических показателей

		Виды рабо		ды работ	Γ	
Сроки сборов	Район работ	Тип орудия лова	Биоанализ,	На возраст, шт.		
			ШТ.	отолиты	чешуя	
ноябрь–декабрь 1991	35°59' - 44° 48' 140° 57' - 152° 11'	Разноглубинный трал	675	200	-	
июнь 1993	б. Киевка	жаберная сеть	22		22	
июль-август 1994	б. Киевка	жаберная сеть	183		181	
июль-август 1995*	39°00'- 45°30' 147°30'- 165°02'	Разноглубинный трал	316	178		
июль-август 1995	б. Киевка	жаберная сеть	289		288	
июль 1996*	Амурский залив	ставной невод	150	150	119	
август 1996	Зал. Посьет	жаберная сеть	134		134	
июль-август 1997*	Амурский залив	жаберная сеть	79	37	78	
июль-август 1997	б. Киевка	жаберная сеть	118		75	
август 1997*	40°30'-43°00' 144°00'-146°45'	сайровая ловушка	86	86	86	
июнь 1999	б. Киевка	жаберная сеть	95		88	
июль 2004*	Амурский залив	жаберная сеть	135	135	55	

^{*-} материалы, собранные при непосредственном участии автора

Поскольку достоверных различий между радиусами левых и правых отолитов нами не было обнаружено, при анализе были использованы оба.

Исследования изменений в отчетливости проявления меток на отолитах при различных вариантах обработки мы проводили после одно-

или двусторонней их шлифовки и полировки карборундовыми слайдами на полимерной основе в водной среде, последовательно с зерном 40 - 9 - 3 - 0,3 мкм. Шлифовку производили в сагиттальной плоскости до ядра отолита (рис. 3.6.б). Для усиления отчетливости суточных и иных меток применяли протравливание шлифованной поверхности отолитов 10% раствором уксусной кислоты при визуальном контроле под микроскопом (рис. 3.6.в). Анализ и подсчет различных меток на шлифах проводили под микроскопом с использованием воды или иммерсионного масла в зависимости от увеличения.

Длительное содержание отолитов в иммерсионных маслах или глицерине, как полагает ряд исследователей, может привести к «просветлению» структуры отолитов и их деградации (Stevenson, Campana, 1992). Применяемая нами методика хранения целых отолитов взрослого анчоуса в водном растворе глицерина 1:1 практически не изменяла структуру отолитов. Даже после хранения в течение 11 лет с 2004 по 2015 г. отолиты не утратили прозрачности и суточные приросты на их шлифах были различимы не хуже, чем на свежеизвлеченных отолитах.

Худшие по сравнению с другими методами результаты имел метод заливки в канадский бальзам, поскольку при заливке в него происходило нагревание отолитов, что приводило к их помутнению.

С помощью оборудования Daily Ring Measurement System компании Ratoc System Engineering на негативном изображении отолитов были измерены расстояние от центра до заднего края (posterior), расстояние от центра до конца антирострума и от центра до границ всех различимых вдоль длинной оси отолита опаковых и гиалиновых зон, а также наибольшая длина отолитов.

Чешуя с разных участков тела имеет различную структуру и различается как по количеству склеритов, так и по выраженности тех или

иных меток (Монастырский, 1926; Кагановский, 1937; Замахаев, 1940, 1951; Чугунова, 1940; Hayashi, Kondo, 1957).

Чешую у японского анчоуса собирали со средней части тела под спинным плавником или чуть кзади от него выше средней линии.

Чешуя анчоуса обычно имеет форму неравностороннего шестиугольника и лишенную склеритов центральную площадку, что придает всем измерениям от ее центра известную долю ошибки.

От каждой особи для анализа было взято до 10 чешуй, из которых 4 наиболее типичные для участка у основания спинного плавника и хорошо сохранившиеся чешуи отбирались для измерения ее общего радиуса, а также радиусов годовых колец и наиболее отчетливых дополнительных колец.

Собранную чешую хранили и подготавливали к работе согласно методикам, описанным в методическом пособии Н. И. Чугуновой (1952). Очищенную чешую мы помещали между двумя предметными стеклами и просматривали в проходящем свете под бинокуляром МБС-9 или бинокулярным микроскопом Olympus.

Обратное расчисление размеров анчоуса по чешуе производилось нами по методу Ли (Lee, 1920), который широко применяется для разных групп рыб, в том числе и для рыб семейства анчоусовых (Jhingnan, 1971; цит. по Мина, 1973). Для определения длины тела к моменту закладки годовых колец у анчоуса нами использовалось уравнение: Lx = (Ln-a)* Sx/ Sn+a, где: Lx - длина тела рыбы в момент закладки кольца; Ln - длина рыбы в момент поимки; Sx - радиус годового кольца; Sn - радиус чешуи в момент поимки; а - отрезок, отсекаемый линией зависимости на оси ординат (Мина, 1973) (рис. 2.3).

Дополнительные кольца на чешуе нами учитывались и радиус их измерялся, если они встречались более чем на половине из просмотренных чешуй у каждой особи (Шелехов, Иванков, 1997).

Склеритограммы (зависимость ширины межсклеритного расстояния от положения склерита на чешуе по оси от центра до заднего края) строились для каждой взятой для определения возраста чешуи. Склеритограммы всех чешуй для каждой особи выводились на один график в программе Excel, после чего для каждой из них методом сглаженных средних по 10 соседним точкам строилась линия тренда.

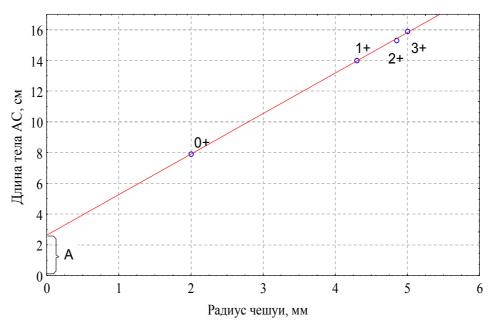


Рис 2.3 Зависимость между радиусом чешуи и длиной тела у японского анчоуса, б. Киевка, 1995 г. Точками на графике обозначены средние значения длины тела и радиуса чешуи для каждого возрастного класса. AC=2,63*R+2,59; коэфф. корреляции = 0,999.

Смещение полученных таким образом трендов изменения межсклеритного расстояния (рис. 2.4) на 10 единиц учитывалось нами при определении положения зон сближенных склеритов, ассоциируемых с ежегодным осенним замедлением роста чешуи анчоуса (Hayashi, Kondo,1957).

2.3. Методика определения возраста и особенностей роста личинок японского анчоуса из разных участков ареала

Материал для определения возраста и показателей роста личинок анчоуса был собран в весенне-летний период 1995-1998 гг.

Во время проведения ихтиопланктонных съемок в ходе работ НИС "Профессор Кизеветтер" у восточного побережья о. Хонсю в мае-июне

1995 г. личинки японского анчоуса были отобраны из уловов планктонных сетей Маручи-Ами (диаметр входного отверстия d =130 см), ИКС-80 (d=80 см) и сети Бонго, оснащенной двумя конусами из газа с диаметром входных отверстий 50 см, как при вертикальных ловах с глубины 100 м, так и при поверхностных ловах (табл.2.3). Личинки анчоуса были зафиксированы в 70% спирте. При обработке материала у личинок мы измеряли длину тела до конца уростиля (knob length – по принятой в зарубежной литературе классификации (Tsuji, Aoyama, 1984)). У личинок менее 10 мм выемка хвостового плавника еще не сформировалась и нами измерялось расстояние до конца его средних лучей. Использованные нами личинки имели длину тела от 2,8 до 34,2 мм.

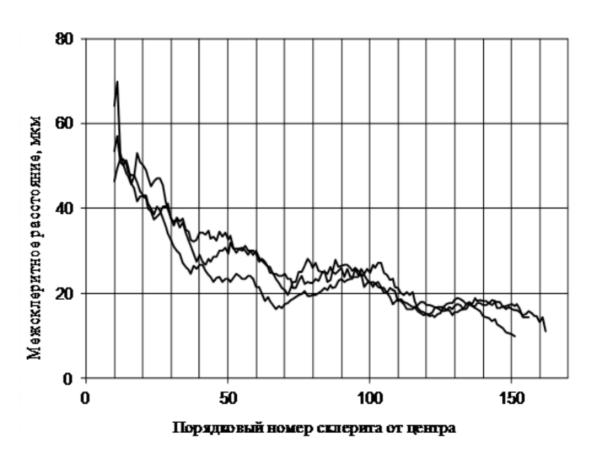


Рис. 2.4 Типичная склеритограмма японского анчоуса (возрасте 3+ весеннего нереста). Сглаженные по 10 точкам ряды межсклеритных расстояний 3-х чешуй, взятых у данной особи

Для использования полученных ранее данных по росту личинок, когда измерялась лишь одна длина тела, была определена формула

перевода длины тела AC в AD: AD = $1,278*AC^{0,894}$ -0,475 (коэфф. корр. R =0,998).

В северной части Японского моря (Амурский залив) личинок анчоуса отбирали при поверхностных ловах на циркуляции и пассивных ловах в дрейфе сетью ИКС-80 (табл. 2.3). Личинок фиксировали в смеси этилового спирта, глицерина и воды в пропорции 60:10:30. Длина личинок после фиксации была в пределах от 2,8 до 16,5 мм.

Из района п-ова Ното о. Хонсю личинки японского анчоуса весеннего нереста нами были получены в совместном рейсе на борту японского НИС «Мидзунаги мару» с помощью косых ловов сетью 80 RN (аналог ИКС-80) с глубины 75 м при скорости 0,5 м/с.

Таблица 2.3 Сборы личинок японского анчоуса, проведенные для исследований характеристик их роста и особенностей формирования у них отолитов.

Наблюдательный пункт	Район работ	Тип орудия лова	Сроки работ	Кол-во, шт
НИС «Проф. Кизеветтер»	33°00'- 39°00' 140°00'- 153°30'	Конусные сети ИКС-80,	май-июль, 1995	73
		Маручи-Ами, Бонго		
Боты «Кальмар»,	42°57' - 43°13'	Конусная сеть	июль-август,	100
«Эдулис»	131°36'- 132°01'	ИКС-80	1996	
НИС	37°00'-37°30'	Конусная сеть	май 1998	100
«Мидзунаги-мару»	136°30'-137°30'	80RN (ИКС-80)		
Боты «Кальмар»,	42°57' - 43°13'	Конусные сети	июль-август,	100
«Эдулис»	131°36'- 132°01'	ИКС-80, ИКС-50	1998	

Ткань вестибулярного аппарата у личинок японского анчоуса в примененных нами в 1995, 1996 гг. фиксирующих смесях, в процессе хранения сильно размягчалась, так что отолиты, хотя и хорошо сохраняясь, иногда выпадали из слуховых пузырьков, особенно у мелких личинок (< 10 мм), что является существенным недостатком данного метода. Однако попытка прибавить к данной смеси 3% забуференный раствор формалина, для улучшения фиксации мягких тканей личинок не увенчалась успехом, поскольку в этом случае отолиты гораздо быстрее растворялись и уже через 1 - 2 недели становили непригодными для определения возраста.

С учетом предыдущего опыта личинок с 1998 г. фиксировали в 80% этиловом спирте.

Примененный нами с 1998 г. метод фиксации показал наилучшие результаты по сохранности отолитов и фиксации мягких тканей, хотя различимость структур при этом методе фиксации несколько ухудшалась в сравнении с фиксацией растворами, где присутствовал глицерин.

Для извлечения отолитов у личинок японского анчоуса мы использовали препаровальные иглы. Отолиты (sagitta и lapillus) извлекали под микроскопом "Биолам Д13" или под бинокуляром МБС-9 при 50-кратном увеличении через вентральную поверхность головы. Измерение отолитов проводилось с помощью оборудования "Otolith Daily Ring Measurement System" компании Ratoc System Engineering. Нами было проведено сравнение роста этих двух пар отолитов за исследованный период развития личинок.

Отолиты личинок анчоуса мы обычно просматривали в смеси глицерина и воды (1:1).

При определении возраста и темпов роста были использованы левый и правый отолиты, если удавалось извлечь их оба, поскольку различий в их росте у анчоуса не отмечено.

У личинок менее 3,5 мм извлечение отолитов оказалось крайне затруднительным и, поэтому их измерения мы проводили на просвет через ткани головы у обезвоженных спиртом личинок без извлечения. Измерение радиусов отолитов осуществляли с помощью окуляр-микрометра при увеличении X280 под микроскопом "Биолам Д13". За основной показатель размера отолита всегда принималось наибольшее расстояние от его центра до края.

Личинок с установленным возрастом измеряли с точностью до 0,1 мм. Размерные показатели (X, min-max, σ) в каждом возрастном классе (1 сутки) мы использовали в качестве характеристик роста личинок, как это было предложено ранее X. Касвеллом, Н. Ло и др. (Caswell, 1989; Pepin,

1989; Butler, 1989; Lo et al., 1995; Rice et al., 1993) при сравнении роста личинок в различных местах обитания (Тихий океан и Японское море), в разные годы и сезоны.

Склоняясь к точке зрения, что суточная периодичность закладки зон с различным содержанием органики у японского анчоуса, как и у других видов рыб, устанавливается еще до выклева (Taubert, Coble, 1977; др.) мы, учитывая разрешающую способность используемого оборудования и опыт проведенных ранее на личинках японского анчоуса аналогичных работ (Tsuji, Aoyama, 1984), начинали подсчет колец на отолитах личинок c первого отчетливо различимого кольца, ограничивающего ядро отолита (кольца выклева). Следующее кольцо, как мы предполагали вслед за Тсуджи и Аоямой (Tsuji, Aoyama, 1984), закладывается в среднем на третий день после выклева при переходе на экзогенное питание. В связи с этим мы делали соответствующую поправку при определении возраста. Подсчет колец суточных приростов проводили при 400-кратном увеличении. За число суточных приростов мы принимали среднее число из 4-5 подсчетов для каждого отолита.

При определении зависимостей длины тела и радиуса отолитов от количества суточных колец «кольцо выклева» из их числа исключалось.

2.4. Методы, использованные для определения возраста половозрелого японского анчоуса

Учет суточных приростов на отолитах, тем более такого короткоциклового вида, как анчоус дает наиболее близкую к действительным значениям оценку возраста особей. Этот метод был неоднократно проверен как для личинок, так и для половозрелых особей с помощью мечения и аквариальных наблюдений для многих видов рыб, в том числе и японского анчоуса (Tsuji S., Aoyama, 1984; Шелехов, 1997, 1999а, 2000, 2002; Шелехов, Байталюк, 2001; Байталюк, Шелехов , 2002; Namiki et al., 2010). Существенными недостатками этого метода,

являются высокие трудозатраты, необходимость специальных навыков в приготовлении препаратов, в оборудовании и расходных материалах, часто недоступных в полевых условиях.

Подсчет суточных приростов на отолитах личинок и половозрелых особей японского анчоуса проводили с помощью оборудования Daily Ring Measurement System компании Ratoc, а в 2015 году была использована система Zeiss Axio Imager.Z2 также позволяющая проводить подсчет и измерение микроприростов.

В зонах со слабо различимыми приростами на отолитах половозрелых особей мы, основываясь на проведенных ранее экспериментальных работах (Tsuji, Aoyama, 1984; Namiki, at al., 2010), предполагали, что эти зоны соответствуют периодам замедленного роста в неблагоприятных условиях и считали среднюю ширину суточного прироста равную 0,5 мкм. Некоторое искажении при таком допущении безусловно присутствует.

Для короткоцикловых видов, таких как диаф-тета *Diaphus theta* (Eigenmann et Eigenmann) и сайра *Cololabis saira* (Brewoort), это искажение не приводит к существенным ошибкам в определении не только возраста, но и сезона выклева особей (Байталюк, Шелехов, 2002; Шелехов, 2004), в то время как у более долгоживущих видов в старших возрастных группах, в связи, в том числе, с заметным изменением ритмов пищевой активности, использование микроприростов для определения возраста становится малопригодным (Панченко, Шелехов, 2007).

Другие же методы, ранее и в настоящее время широко используемые для относительно быстрого определения возраста рыб, в том числе и анчоуса (по размерным рядам, сезонным меткам на отолитах и чешуе) для последнего пока не были верифицированы с такой же тщательностью. Определить насколько эти методы дают близкие результаты с методом подсчета суточных колец необходимо для оценки возможности их применения к японскому анчоусу.

Для определения возраста японского анчоуса, помимо подсчета микроприростов, мы отрабатывали 3 различных метода и их модификации:

Метод 1. Исследуя взаимосвязь длины, массы тела анчоуса с радиусом отолита мы отметили наличие достаточно хорошо обособленных групп особей по размерно-весовым характеристикам и особенно по радиусу отолитов. Эти группировки были устойчивыми в выборках из разных участков ареала и в разные года и закономерно смещались в течение сезона. Учитывая темп роста отолитов анчоуса на первом году жизни, мы предположили, что, вероятнее всего, данные группировки соответствуют разным возрастным классам.

Распределение радиусов отолитов в каждом возрастном классе близко к нормальному и учитывая гораздо меньшую, по сравнению с размерно-весовыми характеристиками, трансгрессию этого показателя в смешанных выборках, естественно, на наш взгляд, было предположить, что количество особей, ошибочно попадавших по радиусам отолитов в смежный возрастной класс, примерно одинаково и это не значительно повлияет на общую пропорцию возрастных групп в выборках. Мы провели предварительное разделение возрастных классов по размерам отолитов построив ранжированный ряд выборки по радиусу сагитты, на котором в качестве границ между возрастными классами использовали наибольшие расстояния между соседними отолитами в ряду.

Метод 1.1. Учитывая, что измерения длины отолитов более точны, чем измерения радиуса отолитов, так как центр закладки отолитов не всегда хорошо заметен, мы решили использовать для разделения возрастных групп также и этот промер. Мы применили те же процедуры, что и в методе 1.

Метод 2. На цельных отолитах японского анчоуса в проходящем свете относительно хорошо заметны чередующиеся зоны с различной оптической плотностью. Предполагая, что, как и у черноморского

анчоуса - хамсы (Майорова, 1939), наиболее отчетливые и регулярные из них могут соответствовать сезонным меткам, мы, учитывая принцип относительной оптической плотности, предложенный М. В. Миной (1973), подсчитали их количество.

Центральная зона отолита у анчоуса обычно гиалиновая. Она соответствует личиночному и мальковому этапам развития особи (до 4 месяцев). За первое годовое кольцо (зона первой зимовки) мы принимали первую, отчетливо заметную практически на всех отолитах, замкнутую кольцевую гиалиновую зону.

Краевая зона отолита японского анчоуса и в летних и в осенних выборках относительно более прозрачна, чем предыдущая и, поэтому, годовые кольца выделялись нами только в том случае, если у края становилась заметна новая, более темная в проходящем свете, опаковая зона.

Метод 2.1. Кроме зон, которые мы определяли как годовые, на отолитах японского анчоуса регулярно встречаются и другие зоны, по своей отчетливости часто сравнимые с годовыми.

Радиус центральной гиалиновой зоны составлял в среднем 212 - 220,2 мкм (1991-1995 гг.) и слегка (в пределах ошибки среднего) уменьшался с возрастом, что может быть связано с утолщением отолита и с кажущимся сужением, в связи с этим, относительно более прозрачных гиалиновых зон.

Следующая гиалиновая зона уже заметна на нешлифованных отолитах неполовозрелых особей длиной около 8 см, у сеголеток на расстоянии около 800 мкм от центра, а у половозрелых особей - около 500 мкм, что, может быть связано с утолщением отолитов, но также и с растянутым сроком нереста и различной его продолжительностью в разных частях ареала. Присутствует она на отолитах достаточно регулярно.

Измерение на отолитах зон с разной оптической плотностью, более удаленных от центра, оказалось очень приблизительным даже с учетом принципа относительной оптической плотности смежных зон, так как при повторных промерах одним исследователем на негативном изображении отолита (когда зоны наиболее отчетливо просматриваются) размеры крайней гиалиновой зоны на отолите могли различаться почти в 2,5 раза, а "годовых" приростов в 1,5 раза.

Полагая, что появление на отолитах зон помимо отмеченных нами "годовых" закономерно, мы предположили модель формирования зон с разной оптической плотностью на сагитте японского анчоуса и произвели разделение выборок по возрастным группам в зависимости от общего количества отмеченных нами зон согласно данной модели. При этом двухлеткой, например, считалась особь с двумя, помимо центральной, гиалиновыми зонами.

Метод 2.2. Учитывая, что толщина отолита может оказывать существенное влияние на визуальную отчетливость и положение гиалиновых и опаковых зон, ассоциируемых с сезонными метками, мы попытались объективизировать их учет. Для этого мы воспользовались шлифами отолитов, использованными для других методов анализа возраста. С помощью микроскопной системе компании Media Cybernetics с программным обеспечением Optimas 6.1 определяли оптическую проницаемость шлифа отолита от ядра до заднего края с шагом 10 мкм. По строились графики оптической полученным значениям проницаемости со сглаживанием по 5 соседним точкам, на которых пики указывали положение гиалиновых зон, а впадины, соответственно, опаковых (рис. 2.5). Интерпретация этих зон производилась так же, как и в предыдущих модификациях этого метода.

Подобный метод ранее успешно применялся нами для выделения сезонных приростов на отолитах нитчатого шлемоносца, *Gimnocanthus pistiliger* (Панченко, Шелехов, 2007).

Метод 3. Чешуя наиболее часто использовалась ранее для определения возраста японского анчоуса, несмотря на неудобства, связанные с различной выраженностью «годовых» колец на чешуе с различных участков тела и с ухудшением их отчетливости по мере роста рыб (Hayashi, Kondo, 1957).

Мы выделяли «годовые» кольца по методике и описаниям, данным ранее японскими исследователями (Hayashi, Kondo, 1957).

Метод 3.1. В качестве модификации этого метода мы опробовали для анчоуса способ выявления годовых циклов роста чешуи по рядам межсклеритных расстояний — склеритограммам (рис. 2.4). Межсклеритные расстояния были измерены нами на нескольких чешуях у каждой особи (до 4-х чешуй). Характерные для большинства чешуй каждой особи наибольшие «сжатия» межсклеритных расстояний в полученных рядах, определяемые по трендам, построенным методом скользящих средних, рассматривались нами как годовые.



Рис. 2.5 График оптической проницаемости шлифа отолита особи с длиной тела АС 14,2 см, июль 2004 г.

2.5 . Использование химического состава отолитов для анализа жизненного цикла японского анчоуса

Учитывая, что зоны интенсивного роста отолитов в период нагула и замедленного роста в период зимовки содержат минеральный и

органический компонент в различной пропорции (Pannella, 1971; Rě, 1984; Molander, 1947; Мина, 1965), мы использовали возможность определения относительного содержания арагонита c помощью микроскопа-спектрометра (in Via Reflex, Renishaw, UK) объединённого с микроскопом падающего света (Leica DM2500M, Leica-microsystems, Germany). Эта система позволяет получить спектр комбинационного (KP), известного Рамановское также как исследуемого образца, по которому можно судить о его химическом составе и относительном содержания отдельных компонентов сканируемой области площадью в несколько микрон.

Сначала, ДЛЯ определения основных полос спектра комбинационного рассеяния (КР) на тонком шлифе отолита, промытого в дистиллированной воде, мы получили спектр Рамановского рассеивания в области от 200 до 1400 см⁻¹ (рис. 2.6.). Для уменьшения шумов в спектре исследовалась область на глубине 20 мкм от поверхности образца. Для возбуждения использовали диодный лазер 532 нм при 5,0 мВт мощности (50%), время экспозиции 0.5 сек., дифракционная решетка 1800 мм⁻¹, Лазерное пятно диаметром около 2,6 мкм на образце формировалось объективом Leica x20, NA=0.4,. Полученный график спектра (рис.2.6) имел два полосы наибольшей интенсивности -701 cm^{-1} и 1085 cm^{-1} . характерные для арагонита (Jolivet et al, 2008).

Далее от ядра до заднего края отолита при этих же параметрах было проведено сканирование в режиме StreamLine с шагом 10мкм, позволяющее получить набор спектров вдоль заданной оси (рис.2.7). Поскольку, в этом режиме проводится только одно сканирование в каждой точке, для уменьшения влияния шумов мы производили до 10 повторных сканирований. Для построения графиков спектров выбирали, обычно два последовательных сканирования с наилучшей картиной спектра.

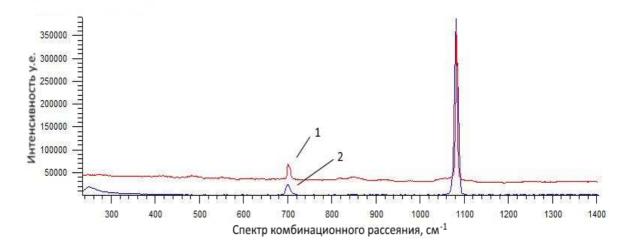


Рис. 2.6. Спектр комбинационного (рамановского) рассеяния неорганического компонента отолита японского анчоуса. 1 — спектр КР образца, 2 — справочный спектр КР арагонита (Inorgan.lib).

Из полученного набора спектров мы выделили значения интенсивности полосы 1085 см⁻¹ в условных единицах. По этим значениям построили графики изменения интенсивности вдоль оси измерения для 20 особей анчоуса с длиной тела 12,5-14,5 см (рис.2.8). Поскольку диаметр пятна сканирования превышал среднюю ширину суточных приростов у японского анчоуса в наших сборах, то полученные интенсивности, могли характеризовать лишь химический состав зон роста более высокого порядка — сезонных и др.

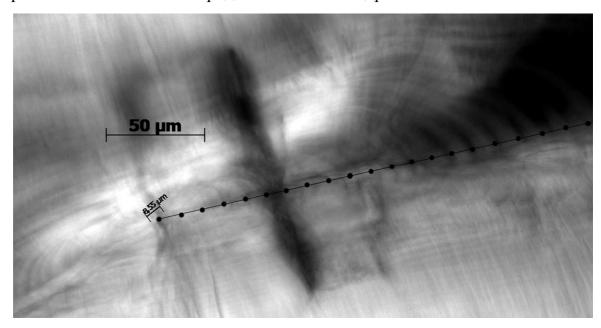


Рис.2.7 Расположение точек сканирования вдоль оси измерения от ядра (диаметр 8,55 мкм) к заднему краю отолита (центральная область).

Полученный таким способом график показывает изменение содержания неорганического компонента отолита по мере его роста (Zhang et al, 2008; Jolivet et al, 2008), которое, как мы полагаем, должно характеризовать изменения в условиях обитания конкретных особей в течение их онтогенеза. Пики интенсивности полосы 1085 см⁻¹ должны соответствовать периодам замедления роста анчоуса при ухудшении условий обитания анчоуса, в частности, во время его зимовальных миграций.

Для определения соответствия тех или иных пиков интенсивности зонам сезонного замедления роста мы проанализировали данные по количеству микроприростов на этих же отолитах. С помощью обратного расчисления от даты поимки мы нашли положение зимовальных и прочих меток на этих графиках, что позволило нам предположить особенности миграций исследуемых особей в течение их жизненного пикла.

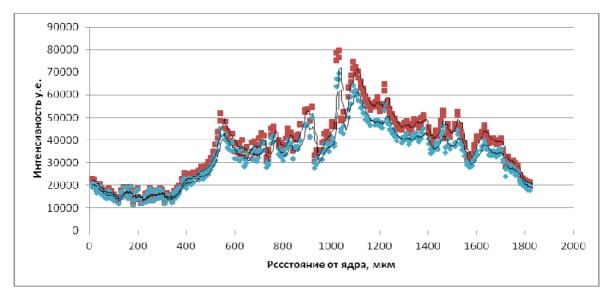


Рис. 2.8. Изменение интенсивности полосы 1085 см⁻¹ КР спектра вдоль оси от центра к заднему краю отолита (особь с длиной тела АС=13 см), в режиме StreamLine (5-е и 6-е последовательные сканирования).

2.6. Методики верификации возраста и оценки точности его определения

Подсчет суточных приростов на отолитах личинок японского анчоуса, проводимый с помощью бинокулярного микроскопа, из-за

быстрой утомляемости глаз при работе с оптическими приборами часто дает ошибку в 2-3 прироста. Чтобы снизить вероятность такой ошибки мы проводили 4-5 последовательных подсчетов количества приростов на каждом отолите вдоль выбранной оси, принимая за правильное наиболее часто встречаемое их значение. Возрастом личинки мы считали среднее значение из подсчетов по левому и правому отолитам, если их удавалось извлечь оба.

С целью установить источники ошибок и их значимость при определении возраста с использованием разных регистрирующих структур и методик, применяемых для взрослого японского анчоуса, мы ввели повторное измерение всех интересующих нас параметров отолитов, чешуи и повторное определение возраста каждой особи.

Размеры отолитов у особей пойманных пелагическим тралом в 1991 и 1995 гг. измерялись дважды одним исследователем с интервалом от нескольких дней до 2 - 3 месяцев для определения значимости ошибки измерения при использовании первого метода.

Чешуя от каждого экземпляра, пойманного в б. Киевка в 1995 г., была просмотрена одним оператором дважды с перерывом в 2-3 дня. Результаты этих последовательных промеров и подсчетов использовались далее для определения значимости ошибок измерения различных меток на чешуе и подсчетов их количества при использовании третьего метода.

Чешую, собранную в 1997 г., для выяснения значимости ошибки субъективного восприятия меток, которую дают методы определения возраста анчоуса по годовым кольцам на чешуе (метод 3) и склеритограммам (метод 3.1), просматривали два независимых оператора с разным опытом работы.

Для вычисления ошибки, опробованных нами методов определения возраста анчоуса, мы использовали формулу, предложенную Чангом В. (Chang, 1982):

$$y=D*x_i$$

где: у - ошибка определения возраста для каждой выборки; D - индекс точности определения возраста (Elliott, 1977; Sokal, Rohlf, 1969); x_j - средний возраст j- той рыбы (вычисленный в результате ряда подсчетов определенным методом).

Индекс точности определения возраста:

$$D = V / \sqrt{R}$$
, (6) где, V - коэффициент вариации

$$V = \frac{1}{R} \sum_{i=1}^{R} \frac{|x_{ij} - x_j|}{x_j} \cdot \left(\frac{\sum (x_{ij} - x_j)^2}{R(R - 1)} \right)^{1/2} x_j$$
; (7)

R - число определений возраста для каждой рыбы.

 $\frac{1}{R} \sum_{i=1}^{R} \frac{\left|x_{ij} - x_{j}\right|}{x_{j}}$ - выражение, известное как **индекс APE**, дает средний процент ошибки при определении возраста (Beamish, Fournier, 1981), x_{ij} - результат i-того определения возраста у j-той рыбы.

Точность каждого метода определения возраста нами также оценивалась исходя из соответствия их результатов данным подсчета микроприростов, соответствия биологических и морфологических показателей особей в выделяемых возрастных группах показателям, предполагаемым для данных возрастных классов, исходя из полученных нами уравнений роста анчоуса, а также уравнений линейного и весового роста анчоуса для разных частей ареала и разных периодов жизни, предложенных ранее другими исследователями (Kim, 1988; Funakoshi, 1992, и др.).

ГЛАВА 3. ФОРМИРОВАНИЕ ОТОЛИТОВ, ЧЕШУИ И РОСТ ЯПОНСКОГО АНЧОУСА

3.1. Рост и особенности формирования приростов на отолитах и чешуе

У личинок и постличинок японского анчоуса исследованной нами размерно-возрастной группы в вестибулярном аппарате находятся только две пары отолитов: sagitta и lapillus.

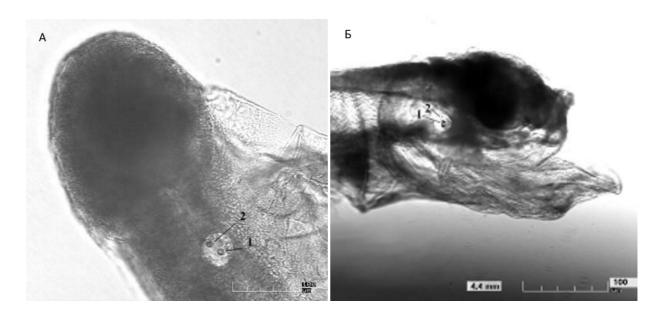


Рис. 3.1. Расположение отолитов в слуховой капсуле у: а) личинок и б) постличинок японского анчоуса. 1 — сагитта, 2 — лапиллус.

У личинок анчоуса длиной около 3 мм обе пары отолитов были уже хорошо различимы в проходящем свете через боковую поверхность головы. Сагитта - чуть более крупное дисковидной формы образование, находился ближе к заднему краю головы, несколько ниже и латеральнее чем лапиллус (рис. 3.1а,б). Такое взаиморасположение отолитов сохранялось в течение всего периода роста личинок. На ранней личиночной стадии отолиты слабо различались по форме, но для сагитты более характерно смещение центра закладки к переднему краю отолита. В возрасте 18 - 20 дней (длина тела около 11 мм) сагитта утрачивает правильную дисковидную форму. При длине тела личинки 12 - 13 мм (20 - 25 дней) центр закладки смещен уже значительно, сагитта приобретает

каплевидную форму: начинает закладываться рострум, который хорошо развит на отолитах взрослого анчоуса. В редких случаях (менее 0,5% от исследованных отолитов) наблюдалось несколько центров закладки на сагитте (рис. 3.2), чаще в области ядра. В этом случае подсчет суточных приростов зачастую был практически невозможен из-за наложения приростов, идущих от разных центров.

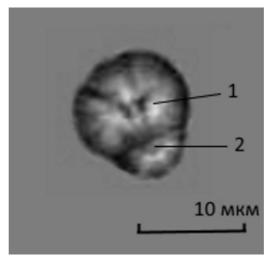


Рис. 3.2. Сагитта личинки анчоуса (3,4 мм). 1 – ядро отолита, 2 – дополнительный центр кристаллизации, слившийся с телом основного отолита.

Ширина суточных приростов изменяется с возрастом и может довольно сильно варьировать. Например, у личинок с ростом отолитов ширина приростов может изменяться от минимум 1,8 мкм при длине тела АД около 3 мм в возрасте 5 суток (средняя ширина для этого возраста 2,7 мкм) до максимум 6,0 мкм при длине тела около 15 - 20 мм в возрасте 30 - 35 суток (средняя ширина приростов в этом возрасте 2,5 мкм). Средняя ширина приростов на первом месяце у личинок составляет около 2,7 мкм, причем, наиболее широкие в среднем приросты наблюдаются в возрасте около 20 суток.

Лапиллус в отличие от сагитты на протяжении всего исследованного периода развития сохранял дисковидную форму, значительного смещения центра отмечено не было (рис. 3.3).

Характер роста сагитты и лапиллуса у анчоуса за исследованный период развития личинок существенно различался. При длине порядка 3

мм обе пары отолитов имели примерно одинаковые размеры, но к месячному возрасту радиус сагитты уже примерно в 5 - 7 раз превышал радиус лапиллус (рис. 3.3). Данные разных лет показали синхронность изменений в скорости роста обеих пар отолитов: существенное увеличение относительных размеров сагитты до месячного возраста и последующее их уменьшение у личинок анчоуса обеспечивается синхронным ускорением роста сагитты и замедлением роста лапиллуса и наоборот, замедлением роста сагитты и ускорением роста лапиллуса (рис. 3.4).

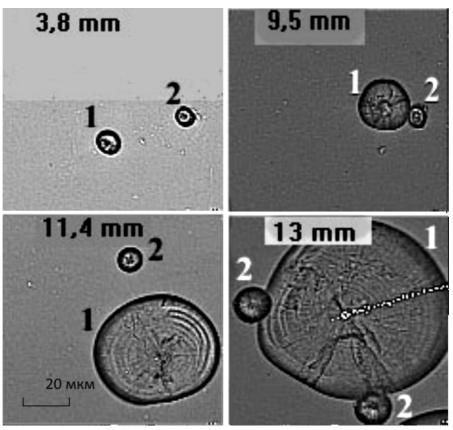


Рис. 3.3. Изменение размеров и формы отолитов японского анчоуса в процессе роста от личиночной стадии до малька (длина тела личинок от 3,8 до 13,0 мм). 1 – сагитта, 2 – лапиллус

В то время как на сагитте у личинок японского анчоуса визуально различимые суточные приросты образуются регулярно с момента перехода на внешнее питание (Tsuji, Aoyama, 1984), на поверхности lapillus кольцевые структуры под световым микроскопом в проходящем свете (X400) были слабо различимы. Единственно хорошо различимое

образование - центральный диск радиусом 4 - 6 мкм, вероятно, формируется во время выклева и соответствует по времени закладке кольца выклева на сагитте. До месячного возраста на лапиллусе наблюдалось максимум 4 кольцевых метки. По данным за 1998 г. для япономорского побережья о. Хонсю число колец на лапиллусе слабо отрицательно коррелировало с возрастом личинок, а для данных по заливу Петра Великого связь была слабо положительной. В целом можно сказать, что взаимосвязь между числом визуально различимых микроприростов на лапиллусе и возрастом личинок японского анчоуса крайне слабая, поэтому использование этого отолита для определения возраста и суточного роста японского анчоуса с помощью применяемой нами методики световой микроскопии мало перспективно.

Радиус ядра сагитты (зона роста до выклева) у личинок из Тихого океана, пойманных в мае-июне 1995 г., был от 6 до 14 мкм (медиана 9 мкм). В заливе Петра Великого радиус ядра сагитты был значительно меньше: в 1996 г. он изменялся от 2,2 до 10,3 мкм (медиана 5,9 мкм), в 1998 г. в заливе Петра Великого ядро отолитов было еще мельче: радиус от 3 до 6,5 мкм (медиана - 4,5 мкм), У япономорского побережья о. Хонсю радиус ядра был схожим: 2,5 - 6,5 мкм (медиана - 4,5 мкм).

Распределение величины радиуса ядра у личинок из залива Петра Великого было ближе к нормальному, чем у личинок из Тихого океана.

Это, возможно, связанно с более неоднородными условиями развития икры и роста личинок, выносимых в океан от побережья о. Хонсю. Действительно, хотя средняя температура на нерестилищах у тихоокеанского побережья о. Хонсю в мае была даже ниже (16-17°С), чем в зал. Петра Великого в июле-августе (18°С), а в июне примерно такой же, но структура водных масс здесь была более сложной и динамичной и личинки встречались как в субтропических водных массах Куросио, так и субарктических фронтальных водных массах.

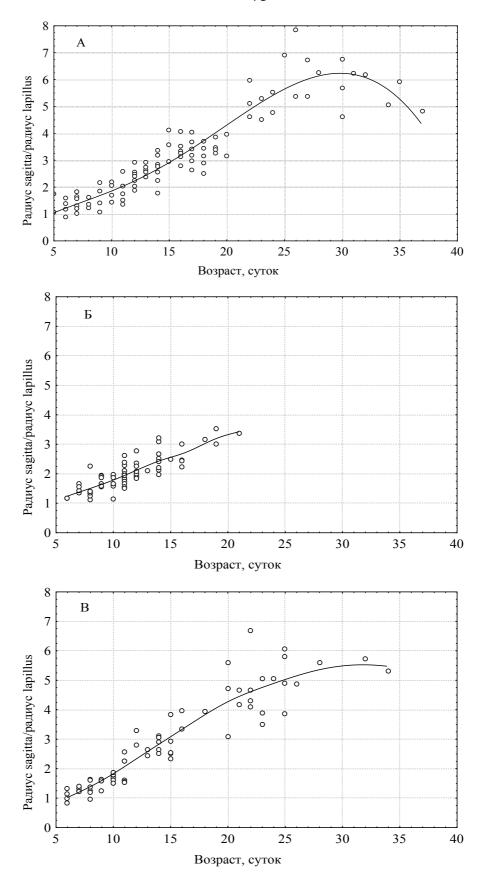


Рис. 3.4. Взаимосвязь роста отолитов у личинок и постличинок японского анчоуса в первый месяц жизни. А - залив Петра Великого, лето 1996 г; Б - район п-ова Ното, весна 1998; В - залив Петра Великого, лето 1998 г.

Исследованные нами особи в 1995 г. имели возраст от 4 до 53 дней с момента выклева, при длине тела (SL) от 3,8 до 34 мм. Радиус отолита (sagitta) вдоль его длиной оси у них составлял от 13 до 244 мкм. Нами также был измерен радиус отолита у эмбриона длиной 2,8 мм из икринки на 4 стадии развития (4,4 мкм). Длина личинок в 1996 г. в возрасте от 5 до 37 дней была в пределах от 2,8 до 16,5 мм, а радиус sagitta у них изменялся от 8,2 до 114,4 мкм. В 1998 г. у япономорского побережья о. Хонсю личинки в сборах в возрасте от 4 до 21 дня имели длину от 2,8 до 11,2 мм, радиус sagitta у них был от 7,4 до 34,7 мкм. В заливе Петра Великого личинки в возрасте от 6 до 39 дней имели длину от 2,6 до 16,2 мм, а радиус sagitta от 6,9 до 90,3 мкм.

На графике зависимости между возрастом личинок, их длиной и радиусом отолита (рис. 3.5а) видно, что у личинок японского анчоуса, пойманных нами в мае - июне 1995 г. наблюдалось несколько периодов замедления и ускорения роста тела и отолитов. Эти замедления и ускорения в росте тела личинок и их отолитов происходили синхронно и с возрастающей по мере роста амплитудой.

У личинок анчоуса из залива Петра Великого в 1996 г. длина тела на момент выклеве была в среднем, несколько меньше чем у личинок из Тихого океана. За исследованный период развития у них также наблюдалось несколько периодов замедления и ускорения роста тела и отолитов (рис. 3.5.б). Синхронность этих изменений была менее выражена, однако, для длины тела до конца уростиля и радиуса sagitta в целом также наблюдалось совпадение периодов замедления и ускорения роста.

До возраста около 20 дней личинки из обоих мест обитания имели примерно одинаковые размеры. В более старшем возрасте личинки из Тихого океана значительно опережали в росте личинок из залива Петра Великого. К возрасту 35 дней разница в длине тела у них составляла около 10 мм, в радиусе отолитов около 35 мкм.

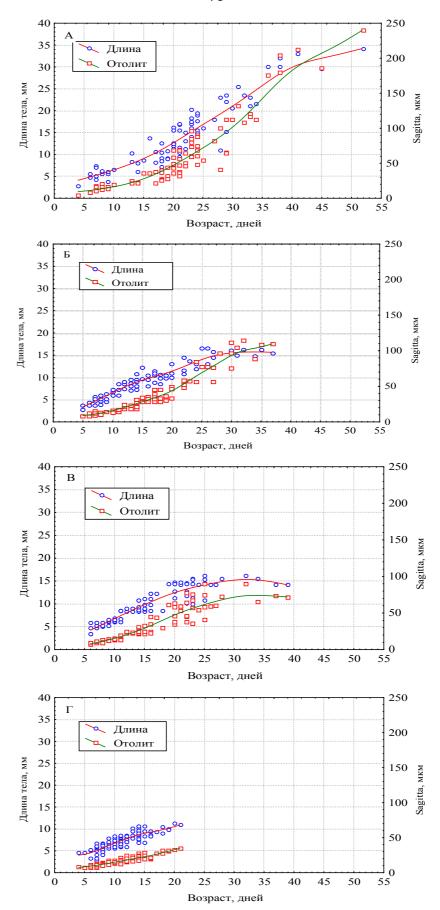


Рис. 3.5. Рост личинок и их отолитов (радиус) из разных мест обитания. А -Тихий океан, 1995 г.; Б - зал. Петра Великого, 1996 г.; В – зал. Петра Великого, 1998 г.; Г - район п-ова Ното, 1998 г.

Анализ роста личинок по данным 1998 г. для различных частей Японского моря (рис. 3.5в) показал, что здесь в выборках из северной части (залив Петра Великого) и из южной части моря (п-ов Ното) параметры роста личинок и их отолитов близки. Кроме того, различия между показателями роста личинок в 1998 г. и в 1996 г. были очень незначительны. Для одного и того же периода (июль - август) в заливе Петра Великого личинки в 1998 г. показали лишь незначительно более высокие темпы роста по сравнению с 1996 г. (рис. 3.5в), а рост личинок у п-ова Ното в 1998 г. был практически таким же, как в заливе Петра Великого в 1996 г. Для выборок из северной части Японского моря, характерно значительное замедление в росте личинок в возрасте около 1 месяца. В выборке с тихоокеанского побережья о. Хонсю (1995 г.) личинки имели более стабильный и более высокий темп роста, чем из Японского моря (рис. 3.5) без выраженного замедления в месячном возрасте.

Дисперсия длины тела во всех выделенных нами возрастных классах для личинок из Тихого океана была выше, чем для личинок из залива Петра Великого в не зависимости от количества особей в классе (табл. 3.1).

Поскольку, переход на очередную стадию развития у личинок рыб часто связан с достижением определенных размеров тела, можно сказать, что у личинок из Тихого океана скорость перехода между стадиями варьировала более значительно. Это, как было показано ранее с использованием математического моделирования роста популяции на базе матрицы постадийного развития и натурных наблюдений (Pepin, 1989; Caswell, 1989; DeAngelis et al., 1993; Rice et al., 1993; Lo et al., 1995 и др.), может значительно повысить выживаемость пополнения, в частности, за счет более быстрого выхода из под пресса хищников части потомства и за счет более полного освоения кормовой базы.

Оптимальной для развития личинок японского анчоуса считается температура 22°C (Takahashi, Watanabe, 2004), но высокая корреляция между темпом роста и температурой появляется только в возрасте более 15 сут. (Itoh et al., 2011), что видно по результатам наших исследований (рис. 3.5), при этом также отмечается более высокий темп роста личинок анчоуса в мористых районах по сравнению с прибрежными. Ито с соавторами (Itoh et al., 2011) рассматривают две причины таких различий: 1) более высокая температура воды в мористых районах и 2) более высокая смертность личинок с низким темпом роста в мористых районах. Первая причина в нашем случае может рассматриваться, несмотря на сходные температуры воды у поверхности, поскольку гомогенный верхний слой в Тихом океане был значительно более широкий, чем в зал Петра Великого и схож с водами к северу от п-ва Ното (зона Цусимского течения, Япономорское побережье о. Хонсю) (десятки метров против 1-2 м). Вторая причина менее вероятна, поскольку дисперсия в размерах одновозрастных особей в Тихом океане была существенно больше, чем в зал. Петра Великого или у п-ова Ното (табл. 3.1), что хорошо согласуется с более разнообразными температурными условиями.

В возрасте около 2,5-3 месяцев приросты на нешлифованных отолитах под световым микроскопом становятся плохо различимыми в связи с утолщением и изменением их оптической плотности.

Таблица 3.1 Размерные характеристики личинок японского анчоуса в выделенных 5-суточных возрастных классах из разных участков ареала.

	Возраст личинок, сутки														
						D	эзраст	ЛИЧИ	інок, сутки						
Годы		0-	-5	5-10 10-15 15-20		20	20-25								
	M	σ	min-max	M	σ	min-max	M	σ	min-max	M	σ	min-max	M	σ	min-max
1995	2.8	-	-	5.7	1.3	3.8-7.4	8.1	2.7	6.1-10.3	10.3	4.8	7.2-15.5	14.5	8.7	9.1-20.3
1996	-	-	-	4.7	0.7	2.8-6.3	8.0	1.2	6-10.7	10.1	0.9	8.1-12.2	12.3	2.2	10-14.5
1998	-		-	4.8	0.9	2.6-7.0	7.3	1.2	5.7-10.8	9.9	2.0	7.0-14.0	13.1	1.9	10.0-15.5
1998*	4.5	-	-	5.4	1.1	2.8-7.8	7.7	1.1	5.6-10.6	9.2	0.9	6.9-10.6	11.1	0.2	10.9-11.2
		25-	-30		30-35		35-40			40	0-45	45-50		-50	
	M	σ	min-max	M	σ	min-max	M	σ	min-max	M	σ	min-max	M	σ	min-max
1995	19	15.5	11-23.5	22.1	6.9	15.2-25.5	28.3	19.8	3 21-32	31.3	6.1	29.5-33	29.5	-	-
1996	15.3	1.8	13-16.5	15.5	0.4	14.8-16.3	15.9	0.3	15.5-16.3	-	-	-	-	-	-
1998	14.4	1.8	10.7-16.2	15.9	0.5	15.5-16.2	14.2	0		-	-	-	-	-	-
1998*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание: 1995 г. - тихоокеанское побережье о. Хонсю n=73~шт.; 1996 n=100~шт., 1998 гг. - залив Петра Великого n=100~шт.; 1998 гг. - япономорское побережье о. Хонсю n=100~шт..

Данные метки на нешлифованном отолите остаются заметными лишь на отдельных участках, чаще всего в направлении от ядра к заднему краю (рис. 3.6а). При использовании шлифов отолита, сделанных через его ядро, нам удалось лишь незначительно повысить отчетливость колец (рис. 3.6б). Гораздо лучших результатов удалось добиться при протравливании шлифованной поверхности 10% раствором уксусной кислоты с дальнейшим просмотром препаратов в проходящем свете. В этом случае отчетливее становились отмеченные ранее кольца и выявлялись ранее не замеченные (рис. 3.6в).

Ширина приростов с возрастом в среднем несколько уменьшается, но разброс остается, как и на личиночной стадии, довольно большим, что связано, по-видимому, с колебаниями уровня метаболизма в течение годовых циклов роста.

С возрастом микроструктура отолитов анчоуса на сходном расстоянии от ядра не претерпевает изменений: на расстоянии порядка 200 мкм от центра в направлении заднего края (построструма) у молоди анчоуса в возрасте около 4 месяцев ширина приростов равнялась в среднем 1,5 мкм; на расстоянии 400-500 мкм от ядра также у неполовозрелого анчоуса в возрасте 8-10 месяцев ширина приростов в среднем была около 1,6 мкм; на расстоянии 550-650 мкм от ядра у половозрелого анчоуса в возрасте более года ширина приростов была тоже около 1,6 мкм.

В целом с ростом анчоуса после прохождения личиночной стадии эта величина уменьшается довольно незначительно (рис. 3.7).

Подсчет приростов на отолитах анчоуса с возрастом при использовании экстраполяции средней ширины микроприростов с зон отчетливой их закладки на зоны с неразличимыми приростами очевидно значительно искажает возраст анчоуса в старших возрастных группах (3+, 4+). Это следует из несоответствующей обычной для рыб

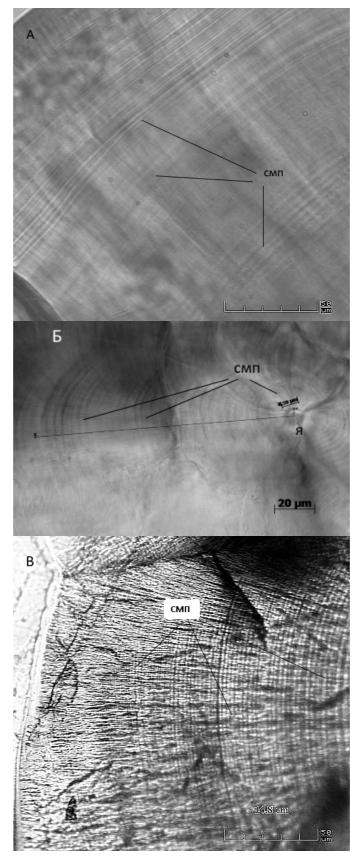


Рис. 3.6. Двусторонние шлифы отолитов половозрелого анчоуса, (AC =13-14,8 см) в латеральной плоскости от ядра до построструма. А - краевая зона построструма под иммерсией; Б - центр отолита с ядром Ø 8,59 мкм под иммерсией; В - краевая зона построструма после протравливания кислотой под иммерсией, смп − суточные микроприросты, я − ядро отолита (премордиум)

закономерности изменения длины и массы тела с возрастом, которая обычно хорошо описывается уравнением Берталанффи.

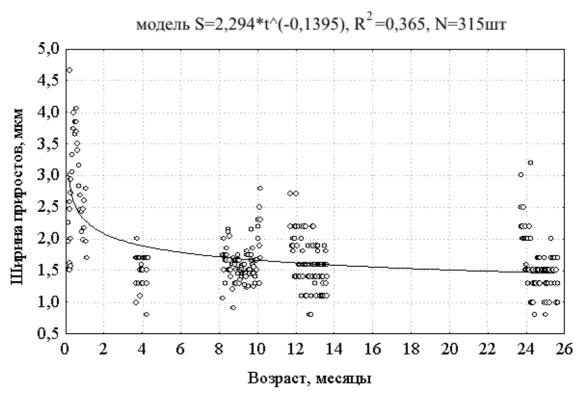


Рис. 3.7. Изменение ширины суточных приростов (S) на отолитах японского анчоуса с возрастом (t).

На графике зависимости (рис. 3.8) видно, что хотя у личинок и наблюдалась отчетливое снижение темпа роста тела с возрастом по мере приближения к мальковой стадии развития, у половозрелого анчоуса зависимость размеров и массы тела от количества таких «суточных» приростов приобретает экспоненциальный характер. Также экспоненциальный характер роста показывает в старших возрастных группах зависимость размеров регистрирующих структур (длина отолитов и радиус чешуи) и количества склеритов от числа «суточных» приростов.

Отчетливость микроприростов на отолитах теряется у анчоуса, уже во время первой зимовки в возрасте нескольких месяцев. Для определения возраста по количеству микроприростов необходимо вносить корректировку на то, что в зонах неразличимых приростов

ширина суточных приростов существенно сужается до в среднем 0,5 мкм (Namiki et al., 2010), в то время как у особей аналогичного размера при благоприятных условиях формируются визуально-различимые микроприросты шириной в среднем 0,9 мкм.

Детальное исследование изменения оптической плотности вещества отолитов, произведенное на шлифах половозрелых особей показало широкую вариабельность положения гиалиновых и опаковых зон вдоль заднего радиуса даже у особей одного года выклева (возраст, определенный подсчетом микроприростов).

Центральная гиалиновая зона, хорошо заметная на целых отолитах, у разных особей имела различную выраженность, ширину (от 100 до 400 мкм) и положение основных пиков (50-300 мкм) относительную оптической проницаемости. В одной возрастной группе встречались особи как с относительно прозрачной, так и с относительно оптически плотной центральной зоной (рис. 3.10).

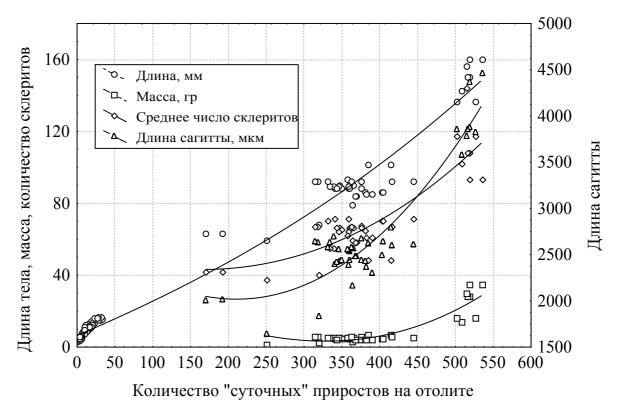


Рис. 3.8. Зависимость длины тела, массы тела, количества склеритов на чешуе и длины отолита от количества «суточных» приростов на отолите.

Следующая далее область отолита на расстоянии 400-800 мкм от центра у части особей была однородной, более оптически-плотной, а у других содержала 2-3 менее плотных зоны. В области от, примерно, 800-900 мкм до края отолита у большинства особей в наших выборках имелись многочисленные зоны с наиболее выраженными перепадами оптической проницаемости.

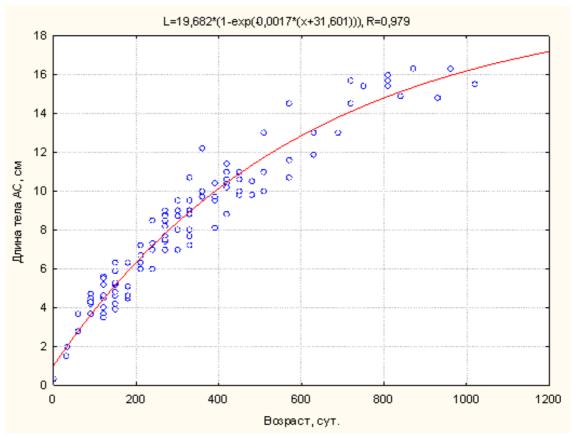


Рис. 3.9. Изменение длины тела анчоуса с возрастом, рассчитанным по микроприростом, лето 1999 г. Залив Петра Великого (с поправкой на их ширину в зонах с неразличимыми приростами по Namiki et al., 2010).

Графики изменения оптической плотности были настолько индивидуальны, что даже в одной возрастной группе, уже у двухлеток попытка их обобщить приводила к выделению не менее десятка моделей по положению основных зон с высокой и низкой оптической плотностью, что свидетельствует, на наш взгляд, о присутствии в нагульных скоплениях на севере ареала особей, родившихся не только на разных нерестилищах и в разные сезоны, но и с существенными различиями в сроках и местах прохождения других, значимых событий в онтогенезе.

Получение точной информации о возрасте и особенностях онтогенеза особей японского анчоуса с помощью этого метода имеет и еще одно, специфичное для этого вида ограничение: отолиты анчоуса сильно подвержены растрескиванию (радиальные и поперечные микротрещины заметны даже на что только извлеченных, свежих отолитах). Это значительно влияет на точность измерения оптической плотности. Устранение подобных шумов на фотографиях отолитов - процесс крайне трудоемкий.

В отличие от оптической плотности, количественная оценка содержания неорганического компонента в веществе отолитов с КР помощью микроспектрометрии не так сильно зависит растрескивания отолита, поскольку информация о спектре КР поступает из ограниченного объема, на котором сфокусирован лазер (в нашем случае яйцевидная область с наименьшим диаметром 2,6 мкм на заданной глубине сканирования), а не всей толщи, где идет образование трещин. Шаг 10 мкм и последующее, применяемое нами, осреднение по 5 соседним точкам также способствовало устранению посторонних шумов и влияния внутренних дефектов отолита.

При сопоставлении графиков оптической плотности и графиков изменения интенсивности КР спектра было обнаружено совпадение зон высокой оптической проницаемости с зонами высокой интенсивности КР спектра в полосе 1085 см⁻¹, но выраженность этих зон в сравнении с соседними зонами, положение и количество пиков на них, как правило, не совпадало. То есть нельзя сказать, что изменения оптической проницаемости отолита происходит строго с изменением содержания арагонита в веществе отолита. В связи с этими особенностями мы посчитали возможным для японского анчоуса использование для анализа роста отолитов в разные периоды онтогенеза именно данных по интенсивности одной из ярких полос КР спектра 1085 см⁻¹.

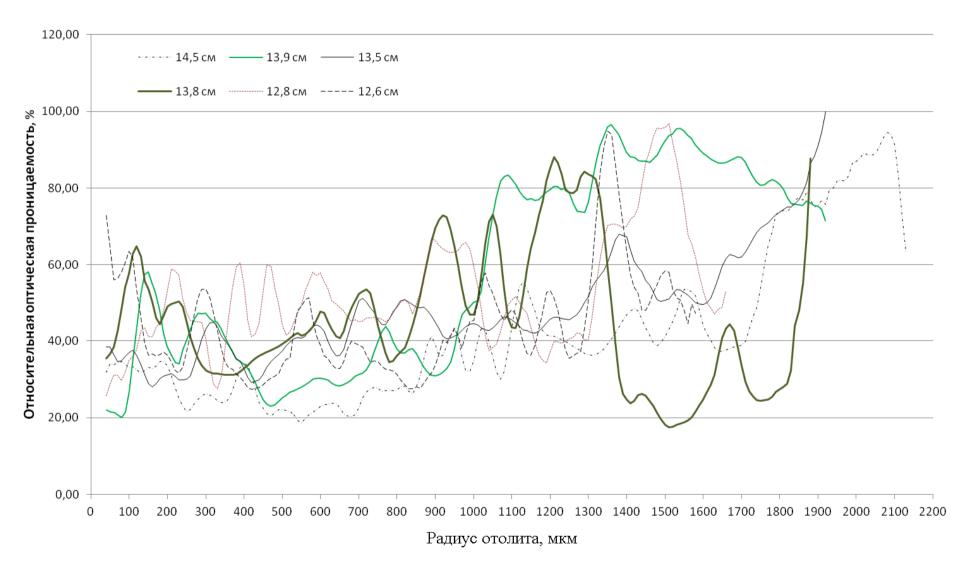


Рис. 3.10. Графики оптической проницаемости шлифов отолитов «модельных» особей в возрасте 3+, Залив Петра Великого, июль 2004 г

Полученные с помощью обратного расчисления по суточным микроприростам сезон выклева и периоды зимовки мы наложили на графики интенсивности этой полосы спектра (рис. 3.11). Как видно на графиках, у разных особей зимовки часто, хотя далеко не всегда соответствуют пикам интенсивности (у одной особи интенсивность в этих зонах могла различаться в 2-3 раза). Это, как и в случае с оптической проницаемостью свидетельствует, на наш взгляд, о том, что японский анчоус достаточно широко перемещается в своем ареале, не образуя устойчивых даже в течение одного сезона групп особей.

Родившись, например, на юге ареала, проведя там одну или две зимы, он может в дальнейшем уйти в зону смешения и остаток жизни мигрировать в северной части ареала, регулярно подвергаясь существенным перепадам температуры (рис. 3.11б,в). Возможны, очевидно, и другие варианты прохождения циклов миграции в течение онтогенеза (рис. 3.11а).

Чешуя у японского анчоуса начинает формироваться после завершения личиночной стадии развития в возрасте около 1,5-2 месяцев, при достижении длины 3,5-4 см. Закладка склеритов на чешуе анчоуса в отличие от микроприростов на отолитах изначально происходит с другой периодичностью.

На первом году жизни периодичность закладки склеритов составляет в среднем около 6 дней. Зависимость количества склеритов на чешуе анчоуса показало наиболее высокую корреляцию с радиусом чешуи (R) при использовании уравнения логарифмической зависимости $R(\text{мкм})=2084,23*ln(N_{\text{склеритов}})-6104,28 (R^2=0,67)$.

Как и у других видов рыб, межсклеритное расстояние на чешуе анчоуса уменьшается с возрастом, что делает уравнение линейной зависимости менее пригодным для описания этой связи. Количество склеритов более вариабельная величина, чем радиус чешуи. При средней разности радиусов чешуй, взятых у каждой рыбы, менее 3%, разница в количестве склеритов на этих же чешуях составляла в среднем около 8%

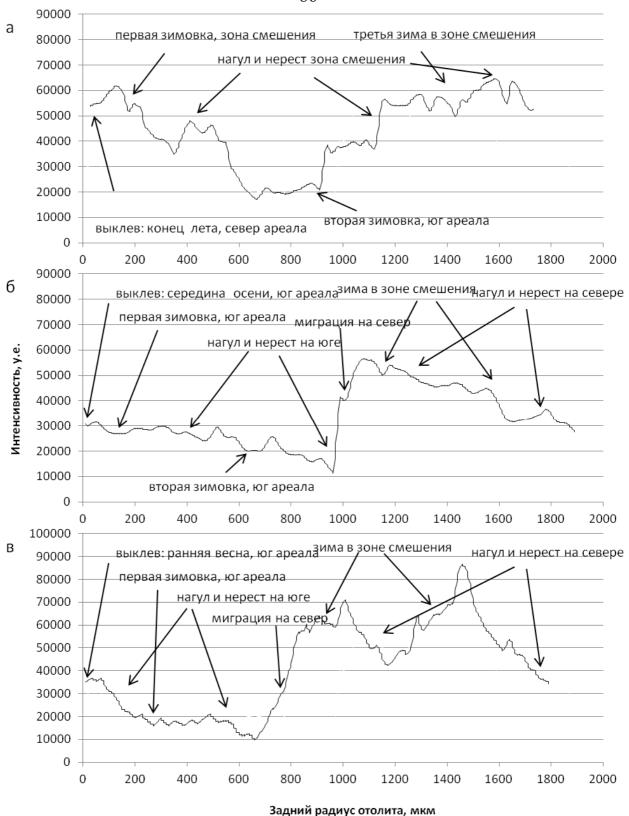


Рис. 3.11. Примеры интерпретации изменения интенсивности полосы 1085 **см**⁻¹ КР спектра арагонита в веществе отолита с его ростом в связи с событиями в его онтогенезе. а - трехгодовик, AC=12,6 см, б - четырехлеток, AC=13,5 см, в - четырехлеток, AC=12,8 см

(для данных 1997 г. из б. Киевка). Кроме того, разброс количества склеритов у одноразмерных особей в модальной группе может даже превосходить среднее их количество для данной группы (рис. 3.12).

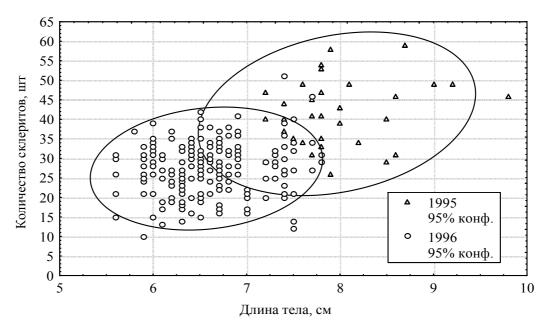


Рис. 3.12. Разброс количества склеритов на чешуе у одноразмерных сеголеток и годовиков японского анчоуса в летний период 1995-1996 гг.

С возрастом вариабельность этого показателя растет также за счет неравномерного разрушения склеритов в центральной части чешуи, что очень характерно для японского анчоуса. Периодичность образования склеритов на втором году жизни в среднем составляет 1 склерит за 8 дней, а на третьем году - за 12 дней.

Помимо постепенного уменьшения межсклеритного расстояния с возрастом, также имеется отчетливая тенденция к его сезонному изменению (рис. 3.13). Ранее было отмечено, что на чешуе анчоуса, вылавливаемого круглогодично у восточного побережья о. Хонсю, годовые метки закладываются к концу осени (Hayashi, Kondo, 1957), и бывают трех типов: сельдевого, лососевого и промежуточного. Как показал проведенный нами анализ склеритограмм анчоуса из зал. Петра Великого, визуально на его чешуе также можно выделить три отмеченных ранее типа меток, однако, на склеритограммах все они ассоциируются с зонами сближенных склеритов.

Период закладки годовых меток на чешуе анчоуса из Японского моря, по-видимому, в отличие от Тихого океана приходится на первую половину осени и соответствует по времени началу зимовальной миграции, которая происходит у анчоуса в связи с резким похолоданием и обеднением кормовой базы в районах нагула (Шелехов, Иванков, 1997).

Различия в сроках закладки годовых меток между анчоусом из Тихого океана и Японского моря, на наш взгляд, хорошо согласуются с отмеченными нами различиями в динамике температур и сроках прохождения миграций.

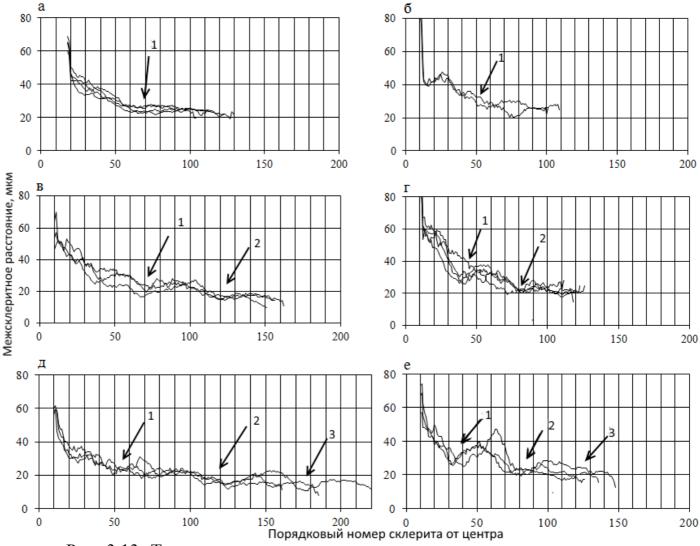


Рис. 3.13. Типичные склеритограммы чешуи японского анчоуса разных возрастов, пойманного в августе в заливе Петра Великого. а - 1+,б - 1, в - 2+, г - 2, д - 3+, е - 3. а,в,д - весеннего нереста, б,г,е - осеннего нереста. 1,2,3 - типичное положение зимних зон сближенных склеритов

3.2. Рост японского анчоуса из различных мест обитания

Исследованию роста японского анчоуса в различных частях его ареала было посвящено довольно много работ. В большинстве из них, однако, делалась попытка оценки показателей роста анчоуса на основании исследований отдельных размерно-возрастных группировок, преобладающих в той или иной части ареала (табл. 3.2). В результате такого подхода, полученные уравнения роста, на наш взгляд, очень слабо отражают действительный характер роста. Например, для анчоуса из бухты Исе (Watanabe, 1958), определенные автором предельные размеры соответствуют размерам сеголеток в возрасте 7-9 месяцев, а для зал. Хьюга-Нада в 1951 г. предельные размеры были определены напротив, более чем в 2 раза превышающие возможные для японского анчоуса (Asami, Hanaoka, 1957).

Выбранная С. Фунакоши (Funakoshi, 1992) для описания роста степенная функция так же, как и в предыдущих двух случаях, может в приближенном виде описать лишь рост сеголеток и ни в коей мере не подходит для описания роста в течение всего онтогенеза.

Проведенное нами, на примере данных за 1995 г. по анчоусу из б. Киевка, обратное расчисление размеров и темпа роста методом Р. Ли по величине годовых колец (табл. 3.3) показало, что для японского анчоуса характерно уменьшение средних размеров годовых колец и соответственно занижение вычисляемых темпов роста в определенном возрасте, именуемое в литературе эффектом Розы Ли (табл. 3.4). Данный эффект, как считает В.Л. Брюзгин (1969), у многих пресноводных видов связан в первую очередь с более высокой смертностью быстрорастущих особей в старших возрастных группах, что, на наш взгляд, может быть наиболее вероятным объяснением и в случае японского анчоуса.

Учитывая эту особенность роста чешуи и отолитов японского анчоуса, мы посчитали более приемлемым вычислять параметры роста анчоуса с помощью подсчета микроприростов на сагитта.

Таблица 3.2 Уравнения, предложенные разными авторами для описания роста японского анчоуса в различных частях его ареала.

Район	Уравнение роста	Источник
Тихоокеанское побережье	$L_t=148,2(1-e^{(-1,7(t+0.05))})$	Hayashi, Kondo, 1957
Японии, весна		
Тихоокеанское побережье	$L_t=152,3(1-e^{(-1,01(t+0.06))})$	Hayashi, Kondo, 1957
Японии, осень		
Бухта Исе	L_t =83,0(1- $e^{(-3,24(t-0.03))}$)	Watanabe, 1958; цит. по
		Bayliff, 1982
Харима-Нада	$L_t=120,0(1-e^{(-2,02(t-0.03))})$	Watanabe, 1958; цит. по
		Bayliff, 1982
Хьюга-Нада	$L_t=171,9(1-e^{(-0.94(t+0.17))})$	Yokota, Furukawa, 1952;
		цит. по Bayliff, 1982
Хьюга-Нада	$L_{t}=197,4(1-e^{(-0,98(t+0.12))})$ $L_{t}=319,2(1-e^{(-0,3(t+0.31))})$	Yokota, Asami, 1956
Хьюга-Надо, весна 1951	$L_t = 319,2(1-e^{(-0,3(t+0.31))})$	Asami, Hanaoka, 1957,
		цит. по Bayliff, 1982
Хьюга-Надо, осень 1951	$L_t=373,8(1-e^{(-0.25(t+0.3))})$	Asami, Hanaoka, 1957,
		цит. по Bayliff, 1982
Хьюга-Надо, весна 1952	$L_t=165,3(1-e^{(-1,04(t+0.17))})$	Asami, Hanaoka, 1957,
	,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,	цит. по Bayliff, 1982
Хьюга-Надо, осень 1952	$L_t=187,9(1-e^{(-1,05(t+0.11))})$	Asami, Hanaoka, 1957,
		цит. по Bayliff, 1982
б. Вакаса, 1958	$\begin{array}{c} L_t = 151, 6(1 - e^{(-1,48(t+0.08))}) \\ L_t = 156, 8(1 - e^{(-1,48(t+0.08))}) \\ L_t = 15, 1(1 - e^{(-0,57(t+0.89))}) \end{array}$	Bayliff, 1982
Японское море, 1958	$L_t=156,8(1-e^{(-1,48(t+0.08))})$	Bayliff, 1982
Цусимский пролив,	$L_t=15,1(1-e^{(-0.57(t+0.89))})$	Kim, 1988*
побережье Кореи		
Сангарский пролив, б.	$L_{t=105e}$ - $e^{-0.015(t+0.11)}$	Funakoshi, 1992
Функа		
Тихоокеанское побережье,	$L_t=14.82(1-0.915e^{-0.14ta})$	Весенняя группа*
о. Хонсю	A A	Funakoshi, 1992
Тихоокеанское побережье о.	$L_t=15,23(1-0,944e^{-0,084tb})$	Осенняя группа*
Хонсю		Funakoshi, 1992
Море Сето	$L_t=140,1(1-e^{(-0,119(t+1.46))})$	Funakoshi, 1992
Тихоокеанское побережье,	весна L=3.0t ^{0.6}	Funakoshi, 1992
о-ва Кюсю, Сикоку	лето L= $3.1t^{0.56}$	
	осень L=3.2t ^{0.46}	
Японское море	L=3.293t ^{0.489}	Funakoshi, 1992

^{*-} длина в сантиметрах, ta — число месяцев с апреля, .tb — число месяцев с сентября, параметры всех уравнений роста определяются помесячно

В отличие от вышеизложенных подходов, мы рассматривали рост анчоуса в течение всего жизненного цикла, начиная с личиночной стадии развития. Предельную (асимптотическую) длину тела анчоуса в генеральной совокупности мы определяли, принимая $L\infty=Lmax/0,95$, где

Lmax – максимальная длина тела в сборах для данной популяции (Teylor, 1958, цит. по Хоар и др., 1983), если размерный ряд выборки был недостаточно широк для корректного вычисления всех параметров уравнения Берталанфи с помощью программы Statistica 6.0.

Таблица 3.3 Радиус чешуи, годовых колец и величина краевого прироста на чешуе японского анчоуса разных возрастных групп в июле - августе 1995 г. (определение возраста методом 3).

Возраст	Радиус чешуи	Радиус первого	Радиус второго	Радиус третьего	Величина
	М±т, мм.	годового	годового	годового	краевого
		кольца, М±т	кольца, М±т	кольца, М±т	прироста к
		MM.	MM.	MM.	августу, мм.
0+	1,99±0,05				1,99±0,05
1+	4,3±0,03	3,3±0,03			1,0±0,02
2+	4,9±0,07	3,25±0,6	4,3±0,07		$0,6\pm0,04$
3+	5,0±0,12	3,25±0,13	4,2±0,2	4,7±0,15	0,3±0,13

Предполагая, что особенности роста анчоуса на личиночной стадии развития для тихоокеанской и япономорской популяции специфичны, мы помимо определений возраста половозрелых и ювенильных особей в период с 1991 по 2004 гг., использовали для описания роста анчоуса в выборках из Тихого океана результаты исследований роста личинок, проведенных в 1995 г., а для выборок из Японского моря мы обобщили результаты исследований роста личинок, проведенные в 1996 и 1998 гг. Это, безусловно, обеспечивает лишь достаточно приблизительную оценку группового роста, учитывая большую вероятность присутствия в выборках из северной области ареала особей с разными сезонами и районами выклева.

Для математического описания роста анчоуса мы выбрали уравнение Берталанффи, поскольку, уравнения этого вида, подобранные способом наименьших квадратов, достаточно хорошо описывали рост анчоуса как на личиночной стадии развития, так и половозрелых особей.

Коэффициент корреляции между возрастом анчоуса и длиной его тела (AC), при описании с помощью данного уравнения был выше, чем при использовании уравнения Гомперца или степенной функции (не ниже 0,9).

Таблица 3.4 Рост анчоуса, расчисленный по методу Розы Ли.

	Длина тела (AC), М±+m см					Годовые приросты, см			
Возраст	L1	L2	L3	L4	t1	t2	t3	t4	
1+	11,32±0,06	13,96±0,1			11,32	2,64(+)			
2+	10,99±0,12	13,71±0,11	15,26±0,1		10,99	2,72	1,55(+)		
3+	11,20±0,13	13,72±0,07	15,04±0,28	15,84±0,2	11,20	2,52	1,32	0,80(+)	

На основании полученных результатов можно отметить, что анчоус тихоокеанской популяции в наших сборах на северных границах его ареала, хотя и имеет более высокие темпы роста на личиночной стадии в мористых районах (рис. 3.5), уступает анчоусу япономорской популяции как по предельным размерам, так и по темпу роста на более поздних этапах онтогенеза (табл. 3.5).

Таблица 3.5 Уравнения Берталанффи, характеризующие рост японского анчоуса, выловленного в нагульно-нерестовой части ареала тихоокеанской и япономорской популяций. Использована длина тела АС (мм) и возраст в месяцах.

•
Тихий океан
1991
$L_t=163,16*(1-exp(-0.064*(t+0.449))), R^2=0.98$
1995 г.
$L_t=190.5*(1-exp(-0.004*(t-2.209))), R^2=0.87$
1997 г.
$L_t=167,37*(1-exp(-0.033*(t+16.5))), R^2=0.44*$
Японское море
1996
$L_t=163,16*(1-exp(-0.086*(t+0.657))), R^2=0.96$
1999
$L_t=194,73*(1-exp(-0.0512*(t+1.022))), R^2=0.96$
2004
$L_t=163,16*(1-exp(-0.040*(t+1.182))), R^2=0.96$

^{*}Ограниченный размерный ряд, без сеголеток, возможно присутствие особей япономорской популяции.

ГЛАВА 4. СОПОСТАВИМОСТЬ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА ЯПОНСКОГО АНЧОУСА С ПОМОЩЬЮ РАЗЛИЧНЫХ РЕГИСТРИРУЮЩИХ СТРУКТУР И МЕТОДОВ

4.1. Методические особенности определения возраста японского анчоуса

Суточная периодичность закладки микроприростов у японского анчоуса доказана для всех возрастных групп (Tsuji, Aoyama, 1984; Namiki et al., 2010) и не вызывает сомнений. Ошибка в определении, в этом случае связана, в основном с плохим хранением и очисткой отолитов, а также с ошибкой подсчета микроприростов, например, в периоды интенсивного роста могут закладываться различимые кольцевые структуры внутри суточных приростов, а в периоды с неблагоприятными для роста условиями визуально различимые приросты могут не формироваться. Эти ошибки мы минимизировали с помощью осреднения результатов нескольких подсчетов для каждого отолита.

В связи с быстрым ростом анчоуса на первом году жизни, по морфо-биологическим характеристикам в уловах хорошо отличаются от других возрастных классов лишь сеголетки, но к зиме эти отличия от двухлеток для сеголеток весеннего и даже летнего нереста становятся уже значительно слабее (рис. 4.1). За первый год жизни анчоус обычно вырастает более чем на 2/3 от предельной длины тела, далее темпы его линейного и весового роста сильно снижаются. Распространенный у рыб эффект наиболее быстрого выбывания из популяции быстрорастущих особей (Брюзгин, 1969; Никольский, 1974; Ricker, 1978) и наличие нескольких пиков в течение нерестового периода (поскольку на основных нерестилищах к зиме различия в средних размерах у сеголеток весеннего и осеннего нереста может составлять 5-6 см) еще больше усложняет разделение старших возрастных групп анчоуса (2+, 3+).

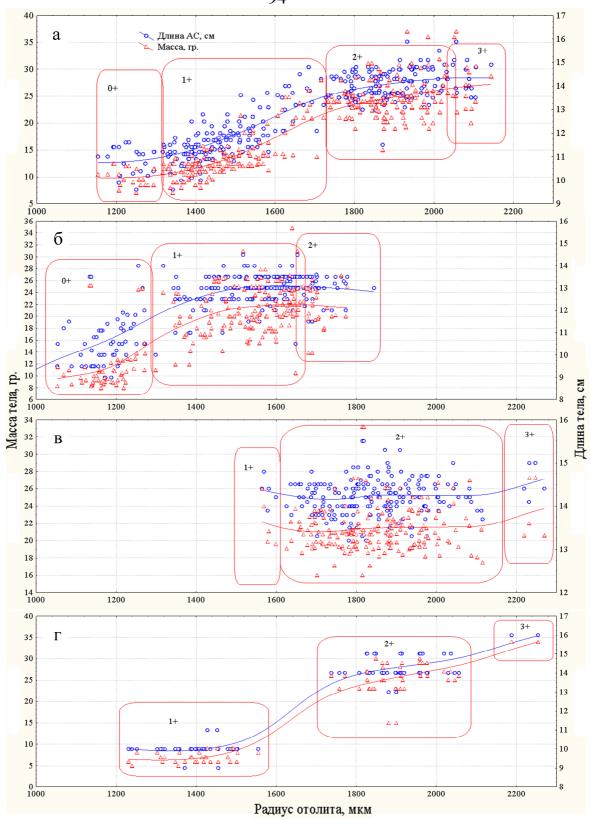


Рис. 4.1. Взаимосвязь длины и массы тела с радиусом сагитты у японского анчоуса из тихоокеанской популяции: а) ноябрь 1991, б) июнь-июль 1995, и япономорской популяции в) июль 1996, г) август 1997.

У анчоуса встречаются также особи, которые значительно выбиваются из своей возрастной группировки по размерно-весовым

показателям. На рис. 3.8 видно, что несколько особей в возрасте до года, со сравнительно большим количеством суточных колец на отолитах, имеют значительно меньшую длину, массу тела, размеры отолитов и даже, хотя и в меньшей степени, количество склеритов на чешуе, чем остальные особи аналогичного возраста. Правильно определить возраст таких особей, используя размерно-весовые показатели, практически невозможно.

С начала 90-х годов у японского анчоуса в северо-западной части Тихого океана (как по результатам исследований проводимых ТИНРО-центром, так и по данным исследований японских специалистов (Mori et al., 1988; Zenitani et al., 1995)) отмечается устойчивое преобладание весеннего нереста (рис. 4.2).

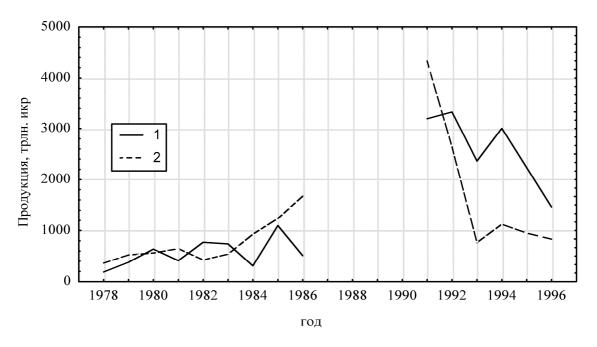


Рис. 4.2. Динамика продукции икры японского анчоуса тихоокеанской популяции с 1978 по 1996 гг. 1 - продукция икры в первом полугодии, 2 - продукция икры во втором полугодии

Это, а также особенности биологии летне-осенней генерации анчоуса (несвойственность для нее продолжительных миграций от районов выклева), значительно уменьшает вероятность появления в уловах на севере ареала двух или более, сопоставимых по количеству особей размерно-весовых группировок внутри младших годовых классов (0+, 1+). То есть, на той акватории, где собирался материал для наших

Тихого океана и северная исследований (открытые воды нагульного ареала анчоуса в Японском море и у Курильских островов в основном в летне-осенний период), мы могли облавливать сеголеток и двухлеток практически исключительно весеннего нереста, а трех- и четырехлетки уже представляли смесь из сезонных группировок. Однако, возрастом них происходит нивелирование вариабельности соматических признаков, как это характерно для многих других видов рыб, что прослеживается и на рис. 4.1. Исходя из этого, мы предполагаем, что в отдельных возрастных классах в уловах на исследуемой нами акватории размерно-весовые характеристики рыб должны были иметь распределение с одной выраженной модой, близкое к нормальному.

4.2. Обсуждение результатов различных методов определения возраста

Проведенная нами серия повторных промеров регистрирующих структур показали, что ошибка измерений чешуи и отолитов существенно меньше, чем ошибка при учете и измерении меток на них.

Коэффициент корреляции между двумя последовательными измерениями величины радиуса отолитов, при максимальной величине радиуса отолита к зиме 2146 мкм (рис. 4.1), был достаточно высок: 0,92-0,98 для данных 1991 - 1995 г. (стандартная ошибка оценки в переделах 64-77). Разница в последовательных промерах была в среднем $56,6\pm2,97$ мкм (3,36%), а максимальная 303 мкм (14,6%). Измерения полной длины отолитов оказались еще более точными: разница промеров одного и того же отолита была в среднем 14,44 мкм (0,44%), максимально 111,1 мкм (4,2%) при $\sigma^2=180,8$ (для данных 1991 г.). Средние различия при повторных промерах были всегда меньше средней разницы между левым и правым отолитом, как для радиуса, так и для длины.

На графиках ранжированных по длине или радиусу отолитов возрастные группировки просматриваются отчетливо (рис. 4.3).

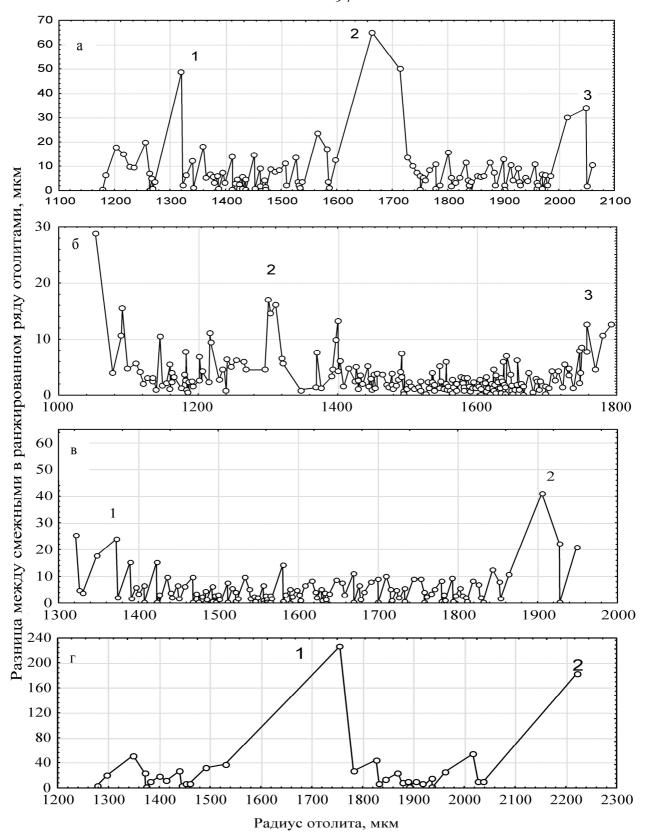


Рис. 4.3. Ранжированные ряды расстояний между смежными по размерам отолитами в выборках: а - Тихий океан, ноябрь 1991 г., б - Тихий океан, июль 1995 г., в - Тихий океан, август 1997 г. г - Японское море июль-август 1997 г.

Наибольшие расстояния в этих рядах мы использовали как метки границ между возрастными классами. В одни и те же сезоны исследований распределения размеров отолитов в выделенных возрастных классах для выборок из Тихого океана и Японского моря достоверно различались, но были близки в разные годы у каждой популяции в отдельности (рис. 4.3).

Измерение радиусов гиалиновых зон, ассоциирующихся с годовыми кольцами на отолитах, показало большую вариабельность этого показателя внутри выделяемых годовых классов. Уже для второго «годового» кольца отмечается значительное отклонение распределения его величины от нормального. Проявляются две моды, что может указывать как на появление в выборках двух сезонных группировок, так и на смешение меток, принимаемых за годовые кольца.

При рассмотрении радиуса гиалиновых зон (зимовальные кольца) в процентном выражении от радиуса отолита (рис. 4.4) видно, что между, выделенными по радиусу отолитов возрастными группами имеется отчетливая тенденция к снижению относительного размера колец. На фоне этих закономерных смещений хорошо заметны выбивающиеся группы измерений. Например, для сеголеток выловленных в ноябре 1991 г. в Тихом океане верхний пул точек (рис. 4.4 а) являются, очевидно, «кольцом первой зимовки» закладка которого у анчоуса происходит при быстром понижении температуры воды в зоне смешения уже в октябре (рис. 5.3, 5.4), а нижний – дополнительным кольцом, присутствующим на отолитах только части сеголеток. За счет этого кольца данные сеголетки имеют структуру отолита, которую можно спутать со структурой двухлеток

То же самое наблюдается и для группы 1+, где значительный разброс точек, обозначающих первое и второе «годовые» кольца, свидетельствует о неправильности их выделения. У небольшого количества особей в этой возрастной группе второе кольцо было определено как первое, поскольку последнее не было заметно в том

положении, где оно должно было находиться. Для группы 3+, которая в небольшом количестве присутствовала в выборке, вообще не было обнаружено последнего (четвертого) «годового» кольца. Довольно большой процент завышения возраста младших групп наблюдался в летних выборках, особенно это хорошо видно на примере 1997 г. (рис. 4.4 г).

Приведенные примеры дают повод говорить о значительной субъективности в выделении годовых колец на отолитах у японского анчоуса, даже с учетом относительной оптической плотности. Разница в размерах одного и того же годового кольца у половозрелых особей (трехи четырехлетки по определению данным методом) могла превышать 1000 мкм, что почти в два раза больше среднего прироста радиуса отолита за второй или третий год жизни, определенного любыми из использованных нами методов.

Бимодальность была выражена также в распределении длины, массы тела, радиуса отолитов и длины антерострума в каждом из выделенных методами 2 и 2.1 возрастных группах (Приложение 1). Данная бимодальность не была обусловлена различиями морфо-биологических показателях для рыб разного пола, поскольку распределения длины и массы у них были сходны, а различия средних значений не были достоверны (p < 0.05). Это также свидетельствует о значительном смешении разных возрастных группировок при определении возраста рыб по меткам на отолитах.

При разбивке выборок анчоуса на группы по количеству опаковых и гиалиновых зон на отолитах (метод 2.1) по данным 1995 г. из Тихого океана оказалось, что у рыб с количеством опаковых зон равным 3 и выше, средняя длина тела в выделенных возрастных группах достоверно не различалась, а 95%-е доверительные интервалы практически перекрывались (табл. 2.1). Третья опаковая зона соответствует, по-видимому, второму нагульному периоду в жизни анчоуса и нельзя

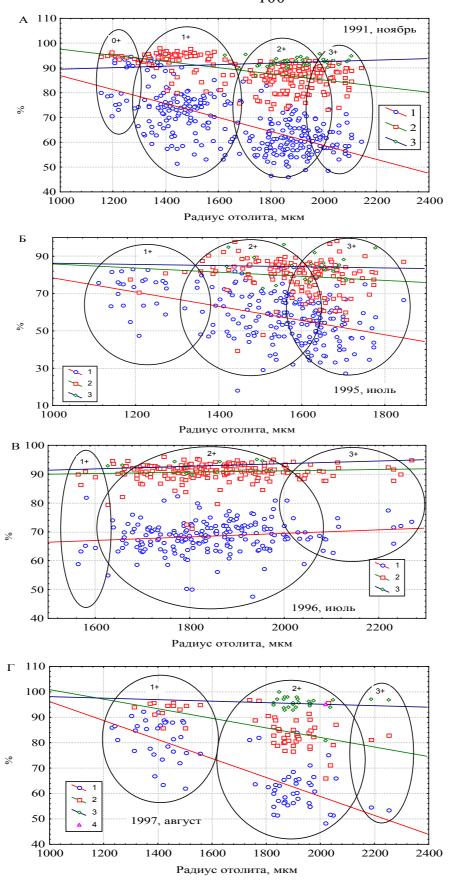


Рис. 4.4. Изменение относительной ширины визуально различимых гиалиновых (зимовальных) зон на отолите японского анчоуса с ростом отолита. 1,2,3,4 — «годовые» кольца. Областями выделены группы особей с предполагаемым по размерам отолитов возрастом

предполагать, что данные, говорящие о практически полной остановке роста анчоуса в этом возрасте реальны.

В сравнении с определениями возраста по размерам отолитов (метод 1 и 1.1) метод 2.1 давал более низкий средний возраст особей в выборках из Тихого океана, но более высокий в выборках из Японского моря.

Данный эффект может быть вызван ошибкой в подсчете колец ввиду слабой выраженности переходов между опаковыми и гиалиновыми зонами на отолитах японского анчоуса, даже с учетом применяемого нами принципа относительной оптической плотности смежных зон (Мина, 1965, 1973) (низкая воспроизводимость результатов определения при повторных подсчетах (табл. 4.2, 4.3, Приложение 2 табл.4)).

Другой причиной может быть разная периодичность в образовании колец из-за особенностей экологии японского анчоуса в Японском море и Тихом океане и, наконец, как отмечалось в разделе 3.1, у разных особей в скоплениях реализованная в онтогенезе модель миграций может существенно различаться (рис. 3.11), что накладывает отпечаток на положение и выраженность зон с различной оптической плотностью.

Результаты методов 1 и 1.1 обычно слабо коррелировали с результатами определения по кольцевым структурам на отолитах (метод 2, 2.1, 2.2) (табл. 4.2, Приложение 2 табл. 3 и 5).

Два использованные нами метода определения возраста путем подсчета колец на отолитах давали очень низкую воспроизводимость результатов (табл. 4.2, 4.3, Приложение 2, табл. 2 и 4). При подсчете только тех колец, которые принимались нами за годовые (метод 2), средний возраст рыб в выборках получался значительно выше чем при определении возраста методом 2.1. Это, на наш взгляд, говорит о том, что использование подсчета всех видимых колец (метод 2.1), с одной стороны ограничивает возможность ошибочного подсчета дополнительных колец на первом году жизни как годовых, но, с другой стороны, не учитывает особенностей закладки зон разной оптической

плотности на отолитах, связанных с особенностями индивидуального развития, или же локальными особенностями гидрологического режима на определенных участках ареала. В силу этих причин, определение возраста японского анчоуса методами 2 и 2.1 (по кольцевым структурам на отолитах) мы считаем мало пригодным для данного вида.

Размерные характеристики отолитов (полная длина или радиус), использование которых для определения возраста рыб предлагалось уже давно (Templeman, Squires, 1956), на наш взгляд, оказались наиболее применимы для экспресс-определения возраста японского анчоуса. Их ошибкой, измерения проводить \mathbf{c} достаточно малой ОНЖОМ воспроизводимость результатов очень высокая (Приложение 2 табл. 1-5, табл. 4.1). Ранговый коэффициент корреляции Спирмана (Гмурман, 2004) для первого метода в сравнении с возрастом определенным у этих же особей по микроприростам давал наиболее высокие значения (от 0,68 до 0,94 в выборках различных лет) в отличие от метода 2 и 2.1. Для последнего его значения были от -0,03 до 0,37, что говорит об очень больших, достоверных различия в результатах определения, помимо того, что и повторяемость результатов этим методом была крайне низкой, о чем говорилось выше.

Для повторных измерений двумя исследователями чешуи анчоуса в одной выборке точность измерения радиуса оказалась существенно меньше, чем размеров отолитов, в основном, как мы считаем, за счет менее отчетливо выраженного центра чешуи.

Радиус чешуи (данные 1997 г.) измерялся двумя операторами еще с достаточно высокой согласованностью (R=0,901), но, начиная с первого же «годового кольца» стали проявляться заметные расхождения в измерениях, постепенно уменьшающиеся к третьему кольцу. Для первого кольца - R=0,361, для второго кольца - R=0,504 и для третьего - R=0,620. Для оператора А при последовательных промерах воспроизводимость была для радиуса чешуи даже несколько ниже (R=0,89), а для радиусов «годовых колец» значительно выше, чем при сравнении результатов

промеров, сделанных двумя операторами: для первого кольца - R=0,703, для второго кольца - R=0,771 и для третьего кольца - R=0,778. И в первом, и во втором случаях при достаточно стабильной точности измерения радиуса чешуи наблюдается увеличение точности измерения колец от первого к третьему, что, на наш взгляд, достаточно хорошо согласуется с особенностями строения чешуи анчоуса.

Таблица 4.1 Величина ошибки (у) метода определения возраста по промерам отолитов (метод 1, 1.1 данные 1991 г.).

Группа	Xcp.	σ^2	Мин.	Макс.	N				
Метод 1									
Вся выборка	0,015	0,002	0	0,250	207				
0+	0,050	0,010	0	0,250	15				
1+	0,008	0,002	0	0,250	91				
2+	0,012	0,001	0	0,125	95				
3+	0,069	0,001	0	0,083	6				
	N	Метод 1.1							
Вся выборка	0,006	0,0005	0	0,125	208				
0+	0,000	0,0000	0	0,000	27				
1+	0,000	0,0000	0	0,000	84				
2+	0,013	0,0010	0	0,125	94				
3+	0.000	0,0000	0	0,000	3				

Примечание: Величина ошибки рассчитывается по С. Чангу (Chang, 1982) (см. Главу 2), Возрастные классы выделены по первому определению.

На первом году жизни у анчоуса на чешуе закладывается наибольшее количество дополнительных колец, которые, особенно на заднем крае чешуи, почти не отличаются по своей отчетливости от годовых колец. Это и объясняет, на наш взгляд, наименьшую точность измерения первого «годового кольца» (рис. 4.5).

Значительно более слабая корреляция между результатами измерений колец двух операторов является следствием различной интерпретации меток на чешуе как годовых или же как дополнительных У оператора \mathbf{A} , например, наблюдалась тенденция к занижению возраста в сравнении с оператором \mathbf{b} .

Определения возраста и оператора $\bf A$, и оператора $\bf B$ по количеству годовых колец на чешуе, на наш взгляд, нельзя считать

удовлетворительными, поскольку во всех выделенных возрастных классах наблюдался разброс значений длины и массы тела существенно превышающий средние величины их годовых приростов, а распределения по всем показателям для всех возрастных классов имели выраженную бимодальность.

Таблица 4.2 Величина ошибки (у) метода определения возраста по промерам отолитов (метод 1.1) и подсчетам годовых колец на отолитах (метод 2, данные 1995

		Γ.)							
Группа	Xcp.	σ^2	Мин.	Макс.	Ν				
Метод 1.1									
Вся выборка	0,0004	0,00003	0	0,083	233				
0+	0,0000	0,00000	0	0,000	11				
1+	0,0000	0,00000	0	0,000	49				
2+	0,0000	0,00000	0	0,000	165				
3+	0,0104	0,00076	0	0,083	8				
		Метод 2							
Вся выборка	0,0429	0,0033	0	0,400	182				
0+	0,0208	0,00477	0	0,250	12				
1+	0,5481	0,96160	0	12,000	30				
2+	0,0516	0,00266	0	0,125	71				
3+	0,0326	0,0017	0	0,083	69				

Примечание: Величина ошибки рассчитывается по С. Чангу (Chang, 1982) (см. Главу 2), Возрастные классы выделены по первому определению.

Таблица 4.3 Величина ошибки (у) метода определения возраста (метод 2.1, данные 1997 г.)

Группа	Xcp.	σ^2	Мин.	Макс.	N
Вся выборка	0,0804	0,01302	0	0,500	62
1+	0,2167	0,02250	0	0,500	10
2+	0,0389	0,00330	0	0,167	36
3+	0,0875	0,01359	0	0,500	16

Примечание: Величина ошибки рассчитывается по С. Чангу (Chang, 1982) (см. Главу 2), Возрастные классы выделены по первому определению.

Методика определения возраста по чешуе (метод 3), разработанная для анчоуса (Hayashi, Kondo, 1957) давало заниженный средний возраст в выборках по сравнению с определением по радиусу отолитов (метод 1). Процент особей, для которых результаты определений не совпали, был

достаточно велик (Приложение 2 табл. 3, 5), и они перераспределялись при этих определениях таким образом, что корреляция между определениями оказалась очень низкой, а для данных 1996 г. даже отрицательной.

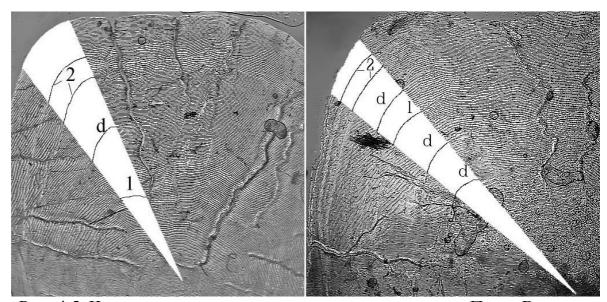


Рис. 4.5. Чешуя японского анчоуса, выловленного в зал. Петра Великого в июле . 1 — первое годовое кольцо (слева — чешуя особи летне-осеннего нереста, справа — весеннего нереста), 2 — зона второго кольца (на обоих препаратах наблюдается удвоение колец в задней части чешуи и слияние их в передней части). d — дополнительные кольца

Таблица 4.4 Величина ошибки (у) метода определения возраста по чешуе (метод 3, данные 1997 г)

Группа	Xcp	Дисп	мин	макс	N
Вся выборка	0,0981	0,0425	0,0	1,00	213
0+	0,9000	0,0525	0,5	1,00	10
1+	0,1886	0,0353	0,0	0,50	38
2+	0,0440	0,0039	0,0	0,33	103
3+	0,0113	0,0010	0,0	0,10	62

Примечание: Величина ошибки рассчитывается по С. Чангу (Chang, 1982) (см. Главу 2). Возрастные классы выделены оператором **A**

Анализ склеритограмм чешуи японского анчоуса (метод 3.1) позволил выявить некоторые особенности их роста, Достаточно отчетливо различаются два основных типа склеритограмм, Данные типы отличаются друг от друга положением первого значительного сужения межсклеритных расстояний (рис. 3.13).

Оба этих типа выделялись во всех размерных группах рыб и, вероятнее всего, соответствуют двум сезонным нерестовым группировкам анчоуса: весенней с пиком нереста в мае-июне и летне-осенней с пиком нереста в августе-сентябре. Соотношение рыб с разными типами склеритограмм было 52:23 с преобладанием рыб с «весенним» типом (выборка 1997 г, из б. Киевка). Среди особей в возрасте 1-1+ доля рожденных осенью была менее 10%, среди трехлеток-27%, четырехлеток – 42%, а у пятилеток – 100%

Таблица 4.5 Величина ошибки (у) метода определения возраста по склеритограммам у японского анчоуса (данные 1997 г.)

Групп	Xcp	Дисп	мин	макс	N
Вся выборка	0,0887	0,0171	0,0	0,5	188
1+	0,0729	0,0238	0,0	0,5	32
2+	0,0790	0,0120	0,0	0,5	89
3+	0,1090	0,0199	0,0	0,5	67

Примечание: Величина ошибки рассчитывается по С. Чангу (Chang, 1982) (см. Главу 2). Возрастные классы выделены оператором $\bf A$

У крупноразмерных особей определение положения зон сближенных склеритов, соответствующих осеннему замедлению роста вызывало существенное затруднение в связи с тем, что тренды колебания межсклеритных расстояний ближе к краю чешуи у них становились менее отчетливыми и часто терялась синхронность в трендах на разных чешуйках (рис. 3.13 д,е).

По результатам определений возраста с использованием склеритограммам, проведенным двумя операторами, были вычислены показатели достоверности. Ошибка определения возраста для метода 3.1 оказалась во всех выборках несколько меньше, чем для метода 3 (с подсчетом годовых колец) (0,089) (табл. 4.4, 4.5), Величина ошибки, в отличие от метода 3, оказалась более однородной для всех возрастных групп и увеличивалась только у четырехлеток согласно определению оператором **A**,

Так же как и при определении возраста по годовым кольцам на чешуе, практически во всех полученных возрастных классах у обоих операторов наблюдался значительный разброс размерно-весовых характеристик, существенно превышающий среднегодовые приросты для данных классов. В отдельных классах (1+ по определению оператором Б) были хорошо выражены три моды распределения размеров и веса особей. Возраст, определенный методами 3 и 3,1 существенно занижался в сравнение с определением по микроприростам на отолитах, Ранговый критерий Спермана для этих методов был, как правило, ниже чем для метода 1 (в среднем не превышал 0,4)

Таким образом, попытки использования различных характеристик чешуи показали ее малую пригодность для определения возраста половозрелых особей японского анчоуса, что связанно, на наш взгляд, как и в случае с методами 2 и 2,1, с постоянным смешением в зоне нагула на севере ареала особей различного происхождения, как по сезонам нереста, так и по локализации нерестилищ,

Первый метод, результаты которого имели наибольшую корреляцию с учтенным количеством микроприростов на отолитах, на наш взгляд, может быть использован для экспресс оценки возрастного состава уловов в северной части ареала.

Для более точного определения возраста японского анчоуса возможно использовать лишь подсчет суточных микроприростов на сагитте с поправкой на ширину суточных приростов в зонах замедленного роста, определенную в экспериментальной работе Намики с соавторами (Namiki et al., 2010).

ГЛАВА 5. БИОЛОГИЯ ЯПОНСКОГО АНЧОУСА И ОСОБЕННОСТИ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ ЕГО ПОПУЛЯЦИЙ

5.1. Биология японского анчоуса в Японском море и Тихом океане

Различным вопросам биологии, экологии и популяционной организации японского анчоуса посвящено большое количество работ зарубежных и отечественных исследований (Пушкарева, 1970; Степаненко,1986; Tsuruta, Hirose, 1989; Funakoshi, 1992; Yu et al., 2005; Tanaka et al., 2008 и др.).

Наиболее полно охватывающей все стороны биологических исследований японского анчоуса, объединяющей и систематизирующей ранее полученные данные, на сегодняшний день является, пожалуй, работа С. Фунакоси (Funakoshi, 1992). Однако и в ней существуют некоторые пробелы. В частности, не включены в анализ данные исследований распределения японского анчоуса в нагульный период в северной части его ареала и не оценена значимость этого района для формирования структуры популяций анчоуса. С другой стороны, в его работе анализировались в основном данные, собранные в период проходившего в 70-х годах снижения численности популяции японского анчоуса, и, таким образом, не охватывают всех состояний, характерных для популяций этого вида в ходе долгопериодических колебаний его численности.

На основании имеющихся у нас данных исследований мы постарались более полно осветить вопросы, касающиеся популяционной организации и биологии японского анчоуса во всех частях его ареала.

Японский анчоус в своем ареале имеет, как уже отмечалось выше, две аллопатрические группировки (популяции), взаимосвязь которых (степень изоляции) до конца не выяснена ввиду сложности наблюдений за миграциями анчоуса через проливы между Японскими островами.

Достаточно объективную информацию о состоянии популяций и миграциях японского анчоуса в южной части его ареала, дают результаты масштабных ежегодных икорных съемок, проводимых различными научными учреждениями Японии практически вдоль всего ее побережья на протяжении почти 20 лет (Mori et al., 1988; Zenitani et al., 1995; Lee, Go, 2005; Oozeki, 2007), и данные о результатах его промысла в различных префектурах Японии (Japanese Fishery Agency, 1979, 1986).

Анализируя карты помесячного распределения продукции икры японского анчоуса на основных нерестилищах у побережья Японских островов в период с 1978 по 1986 и с 1991 по 1996 гг., мы пришли к выводу, что миграционная стратегия тихоокеанской и япономорской популяции несколько различается.

Нерестовая активность весной в япономорской популяции нарастает постепенно с юга на север, что следует не только из интенсивности нереста по районам съемок, которые для япономорской популяции носят более фрагментарный характер по сравнению с тихоокеанской популяцией (Mori et al., 1988; Zenitani et al., 1995), но и из удельной продукции икры, исходя из количества выполненных станций.

В юго-восточной части Восточно-китайского моря (район IV по японской классификации, рис 1.1) пик нерестовой активности наиболее часто наблюдается в середине весны (рис. 5.1). В северо-восточной части Восточно-Китайского моря (район V) основной пик нерестовой активности наступает обычно в апреле - мае, что на 1 - 2 месяца раньше, чем на северных нерестилищах в Японском море (район VI).

На всем ареале япономорской популяции в периоды средней и высокой численности преобладающей по продукции икры является весенне-летняя генерация.

У тихоокеанского побережья Японских островов пик нерестовой активности в районе от м. Сиономисаки до м. Инубо (район II) наблюдается обычно в июне, реже в июле. К северу от м. Инубо (I район) в эти же сроки, а к юго-западу от м. Сиономисаки (III район) за

рассматриваемый период пик нереста в равной мере наблюдался и в июне и в июле (рис. 5.2).

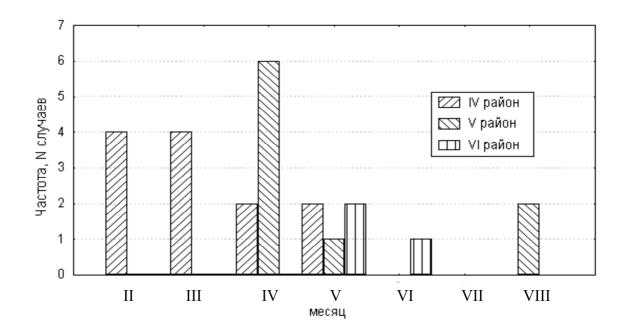


Рис. 5.1. Положение пиков нереста японского анчоуса в япономорской популяции в период с 1978 по 1994 г. (Районы выделены по японской классификации Zenitani et al., 1995 (рис.1.1))

Из особенностей динамики нереста в двух рассматриваемых популяциях следует, япономорской северной что начало нерестово-нагульной миграции обычно приходилось на более ранние сроки (в среднем на 1 месяца раньше) и созревание половых продуктов у значительной части особей в рассматриваемый период происходило уже в ходе нее (в мае анчоус в нерестовом состоянии может доходить до широты Владивостока), в то время как в тихоокеанской популяции, как было показано ранее (Hiramoto, 1968), созревание основной массы нерестовиков происходило в марте - апреле, когда их скопления еще продолжали движение на юг в места зимовки и нереста во II и III районы (рис.5.2).

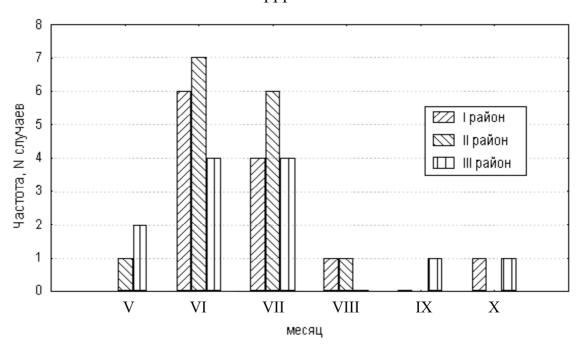


Рис. 5.2. Положение пиков нереста японского анчоуса в тихоокеанской популяции в период с 1978 по 1994 г. (Районы выделены по японской классификации Zenitani et al., 1995 (рис.1.1))

Необходимо также отметить, что в япономорской популяции годовая продукция икры в Японском море (район V-VI) может в отдельные годы превосходить продукцию икры в Восточно-Китайском море (район IV), а в популяции тихоокеанского побережья Японии продукция икры в районе I, к северу от м. Инубо (на широте северных нерестилищ япономорской популяции) лишь при очень высокой численности этой популяции в 1991 г. превышала половину от продукции икры анчоуса к югу м. Инубо (район II-III).

Такие различия, по-видимому, связаны с особенностью годового хода температуры поверхностных вод в ареале этих популяций. На акватории морей тихоокеанского побережья Евразии (рис. 5.3, 5.4) изотерма +10°С (близкая к лимитирующей для распространения анчоуса температура) в 90-х годах к середине марта опускалась примерно до 35° с.ш., а у тихоокеанского побережья о. Хонсю до 36° с.ш. Скорость ее продвижения на север в весенне-летний период и отступления на юг в осенне-зимний в Японском море существенно превышала скорость аналогичных процессов у тихоокеанского побережья Японских островов.

В то же время, значительно мористее Японских островов (150-170 ° в.д.) анчоус, распространяясь с северными ответвлениями Северо-Тихоокеанского течения, способен достичь Камчатки и северных Курильских проливов уже в августе.

Проникновение в Охотское море может происходить в июле одновременно через пролив Лаперуза и через Курильские проливы из Тихого океана. Далее анчоус может нагуливаться в Охотском море вплоть до октября, а отдельные особи, очевидно отставшие и обреченные на вымирание, отмечались там, в районе Кунаширского пролива даже в январе (Приложение 3).

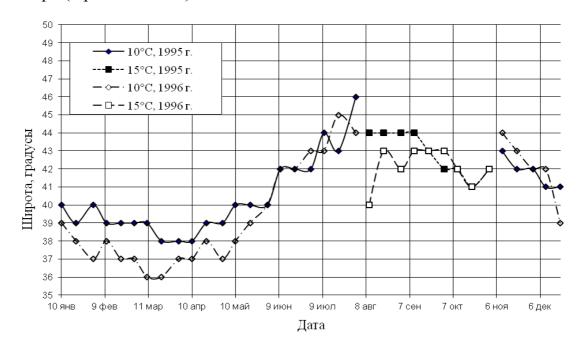


Рис. 5.3. Сезонные смещения изотермы 10 и 15°C у восточного побережья о. Хонсю в 1995 и 1996 гг. по факсимильным десятидневным картам температуры воды у поверхности (данные метеослужбы Японии)

Сроки начала нерестового периода наиболее массовой весенне-летней нерестующей группировки у анчоуса япономорской популяции и продвижения его на север ареала на акватории Японского моря в значительной мере зависят от степени развития Цусимского течения и его ветви, идущей вдоль Корейского полуострова.

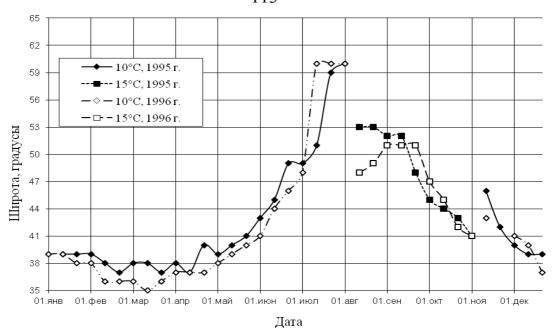


Рис. 5.4. Сезонные смещения изотермы 10 и 15°C в Японском и Охотском морях в 1995 и 1996 гг. по факсимильным десятидневным картам температуры воды у поверхности (данные метеослужбы Японии)

Миграции анчоуса в весенний период в Японском море, как свидетельствуют данные ихтиопланктонных съемок, идут в основном по направлению развития ветвей теплого течения вдоль побережья Корейского полуострова и Японских о-вов, а к концу лета и осенью анчоус уже широко распространяется в эпипелагиали практически по всему Японскому морю, и его осенняя миграция, как показывают результаты траловых съемок в эпипелагиали (Шелехов и др., 1997), уже не привязана в такой мере к шельфовой зоне (Приложение 3.2, 3.3).

В сентябре-ноябре на севере Японского моря в водах Приморья в годы высокой численности могут наблюдаться скопления мальков летнего нереста и даже сеголеток весеннего нереста, которые, видимо, переносятся сюда ответвлением Цусимского течения (Приложение 4.5, 4.6).

С декабря по апрель в Российских водах Японского моря японский анчоус не отмечается. По данным японских авторов в зимний период он отходит вдоль побережья Японии к югу от п-ва Ното (Zenitani et al., 1995).

С тихоокеанской стороны о. Хонсю перестройка системы взаимодействующих холодного течения Ойясио и ветвей Куросио

происходит значительно медленнее, что, по-видимому, и является причиной распространения нерестовой активности из второго, основного нерестового района и в северном и в южном направлениях (рис. 5.2), как в І-й так и в ІІІ-й районы.

Интенсивность переноса нерестовиков и части потомства анчоуса весеннего нереста в III-й район в большой степени также зависит от развития антициклонического вихря (большого меандра Куросио), который образуется к югу от о. Хонсю в результате меандрирования оси течения Куросио. В годы формирования большого меандра (например 1984-85, 1991 гг.) нерестовая активность в III-м районе в процентном выражении от общей продукции икры в тихоокеанской популяции сокращалась в 1,5-2 раза по сравнению со смежными годами.

Часть потомства с нерестилищ у о-вов Идзу в весенний период выносится потоком Куросио в открытый океан, способствуя широкому распространению личинок и мальков анчоуса в зоне субарктического фронта вплоть до 170° з.д. (Odate, 1957; Шелехов и др., 1995; Takahashi et al., 2000). При этом не только сеголетки, но и часть половозрелых особей анчоуса в годы высокой численности остаются на зимовку в открытых водах мористее 150° в.д. к югу от субарктического фронта и в районе действия Транс-тихоокеанского течения (Приложение 4.3-4.6).

Осенняя миграция основной части анчоуса тихоокеанской популяции к побережью Японских островов проходит в основном со смещающейся фронтальной зоной (Приложение 3.3, 3.4). С января по март наиболее плотные скопления зимующего анчоуса обнаруживаются южнее 38° с.ш. вдоль побережья префектур Ибараки, Тиба и к югу от п-ова Босо (Funakoshi, 1992) (приложение 3.1, 3.4).

Поддержание высокой численности популяций у японского анчоуса, как и у других массовых пелагических рыб, требует с одной стороны освоения в нагульный период широкой акватории в наиболее продуктивных участках океана: фронтальных зонах, зонах дивергенции на севере ареала, а с другой – размножения в наиболее благоприятных для

развития потомства условиях. Отмечаемый нами очень динамичный годовой цикл миграций японского анчоуса, тесно связанный с динамикой водных масс, с пиком нерестовой активности на юге, по-видимому, является, ответом на поставленные условия этой задачи.

Взаимосвязь уровня воспроизводства и вылова японского анчоуса у берегов Японских островов не всегда прямая. Для лучшего понимания связи численности популяции с продукцией икры и выловом необходимо более детально рассматривать сезонную динамику нереста.

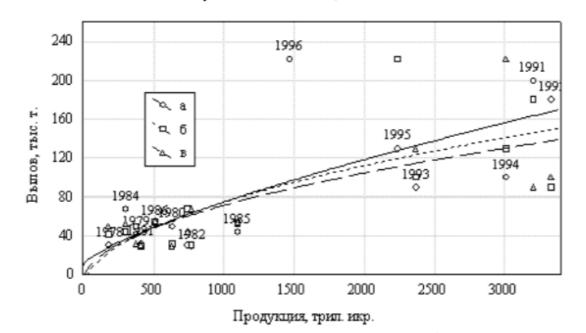
Величина весенней продукции икры в Тихом океане показала лучшую связь с выловом японского анчоуса, чем продукция во втором полугодии (рис. 5.5 а) и также более высокую корреляцию с годовым выловом и продукцией икры в последующие 2 года.

На графиках зависимости продукции икры во втором полугодии с выловом в год съемки и в последующие два года (рис. 5.5 б) достаточно хорошо видны две линии тренда в росте улова, которые соответствуют периодам роста или падения годовой продукции икры и соответственно численности нерестовой части популяции в целом.

Первая из них, на наш взгляд, хорошо согласуется с обнаруженной ранее (Funakoshi, 1992; и др.) тенденцией к смене репродукционной стратегии в периоды снижения численности, когда наблюдается относительный рост воспроизводства анчоуса и, соответственно, численности его личинок в летне-осенний период в основных нерестовых районах у южного побережья о. Хонсю, являющихся основными районами промысла ширасу и кайри (личинок и молоди анчоуса).

Величина продукции икры в первом полугодии, таким образом, является достаточно хорошим показателем направления в изменении численности популяции, так как превышение весенней продукции над осенней, как было отмечено ранее (Imai, Tanaka, 1987; Ogawa, 1976), обычно приходится на годы относительно высокой численности популяций анчоуса.

a. $y=0.403*x^{0.736}+8.883$, R=0.75b. $y=2.8699*\sqrt{x-16.685}$, R=0.764b. $y=2.548*\sqrt{x-9.838}$, R=0.759



6 a. $y=3.493*\sqrt{x}-25.194$, R=0.6606. $y=2.418*\sqrt{x}+2.233$, R=0.5298. $y=1.155*\sqrt{x}+36.069$, R=0.292



Рис. 5.5. Связь вылова с продукцией икры анчоуса на основных нерестилищах. А - продукция весеннего нереста (январь-июнь), Б - продукция осеннего нереста (июль-декабрь); а - вылов в год учета продукции, б - в следующем году, в - через 2 года

Более четкая связь с выловом в последующие годы делает возможным использование величины продукции за первое полугодие для прогнозирования состояния запасов тихоокеанской популяции.

На вылов анчоуса кроме состояния запаса, большое влияние оказывает интенсивность его промысла связанная с состоянием промысла других пелагических рыб (сардины-иваси, скумбрии), поэтому при прогнозировании ожидаемого вылова необходимо учитывать и эту особенность. Например, состояние популяции анчоуса в 80-х годах (рис. 5.6) позволяло достичь значительно больших уловов, но основные усилия были направлены на лов сардины-иваси, запас которой был в тот период на высоком уровне. Во второй половине 90-х годов, напротив, наблюдался довольно существенный рост его вылова (рис. 1.2) из-за низкой численности альтернативных объектов, в том числе за счет бурного развития китайского промысла, происходившего на фоне общего снижения продукции икры и соответственно биомассы анчоуса.

Более или менее значительные падения вылова половозрелого анчоуса и его молоди (ширасу и кайри) в тихоокеанской популяции происходили в периоды существования большого меандра Куросио, который возникает в годы нечетных максимумов солнечной активности в сочетании с минимумами приливного лунного цикла (Новиков, Свирский, 1987), как на фоне высокой, так и низкой общей численности популяции вне зависимости от влияния биотических факторов (рис. 5.7).

В 80-х годах XX века хотя и преобладала меандровая модель Куросио (Павлычев, 1995), но развитие меандра было не так значительно. В то время основным лимитирующим фактором для роста численности анчоуса стала высокая численности сардины-иваси, которая является пищевым конкурентом анчоуса на всех стадиях развития от личинки до половозрелых особей (Yamashita, 1857; Uda, 1952).

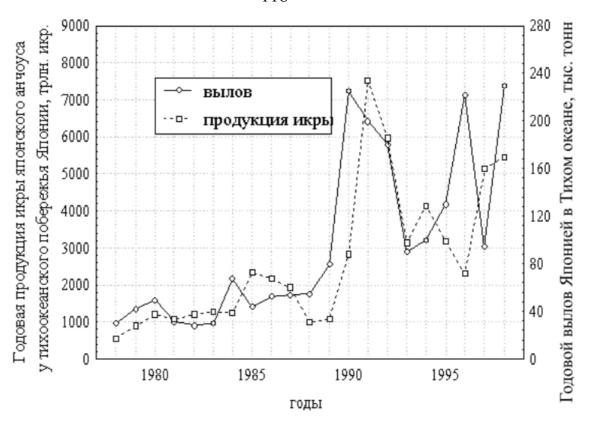


Рис. 5.6. Динамика продукции икры и вылова анчоуса Японией в тихоокеанской популяции в период с 1978 по 1998 гг.

Связь глобальных циклических процессов (изменение солнечной активности, приливного лунного цикла) с изменениями в структуре потока Куросио и динамикой численности массовых пелагических видов рыб неоднократно обсуждалась многими исследователями (Бирман, 1975; Шунтов, 1978; Покудов, 1978; Саблин, 1979; Шунтов, Васильков, 1982).

На настоящий момент преобладает мнение, с которым мы полностью согласны, о том, что не следует ожидать четкой цикличности в биологических системах, как это наблюдается в физических процессах, поскольку численность популяций массовых пелагических рыб, определяется сложной системой взаимодействия абиотических и биотических факторов, а также промысловой нагрузки (Новиков, Свирский, 1987), которая для японского анчоуса существенно возросла во второй половине 90-х годов ХХ века.

Доля продукции икры за первое полугодие у тихоокеанского побережья о. Хонсю от годовой продукции в этом районе существенно варьировала по годам и по районам (табл. 5.1). В наиболее северном районе (I) ее колебания были наиболее высокими, как и в целом для годовой продукции, а среднее значение наименьшим. Наиболее стабильными для весеннего нереста оказались условия третьего района. В целом же весенний нерест за рассматриваемый период в тихоокеанской популяции значительно превышал летне-осенний лишь в годы высокой численности, а ход нереста шел почти во все годы с нарастающей активностью до середины лета.

Эффективность весеннего нереста анчоуса наиболее зависима от силы конкурентных отношений между анчоусом с одной стороны и другими видами нерито-пелагического комплекса данного района (дальневосточная сардина, скумбрия и др.) с другой, поскольку нагульные части ареала японского анчоуса и дальневосточной сардины совпадают, а степень готовности анчоуса к нересту зависит от условий нагула.

Дальневосточная сардина, а также скумбрия нерестятся раньше анчоуса, и их потомство составляет на открытых участках прибрежной зоны серьезную пищевую конкуренцию для личинок японского анчоуса весеннего нереста, которые распределяются на той же акватории (Funakoshi, 1992). Молодь скумбрии и взрослая сардина к тому же являются хищниками в отношении икры и личинок анчоуса.

Таблица 5.1 Доля весенней продукции икры (с января по июнь) от годовой продукции по районам и в целом по тихоокеанской популяции в период с 1983 по1996 гг.

110177011.								
Район	Доля от годовой продукции, в среднем, %	Минимум,%	Максимум,%					
I	48,0	0,0	96,0					
II	56,0	14,0	78,0					
III	57,0	25,0	78,0					
Всего	54,0	20,0	75,0					

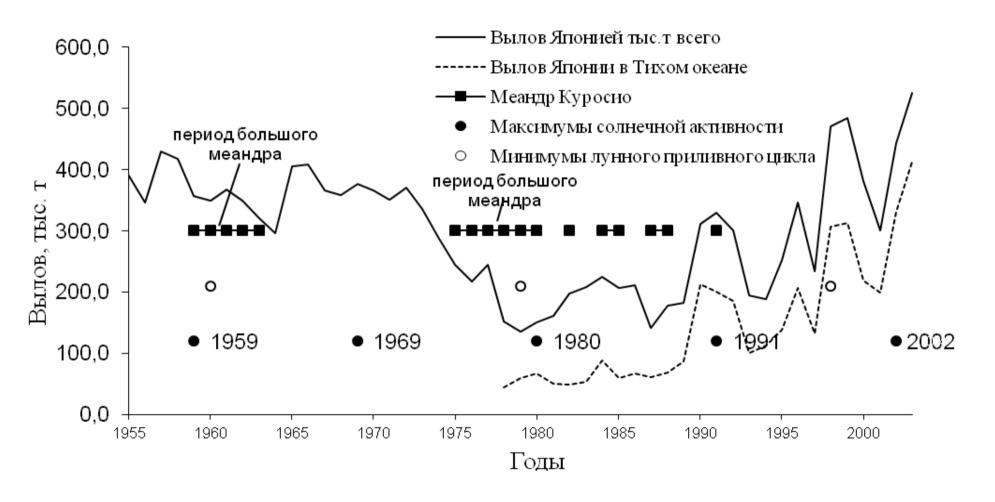


Рис. 5.7. Динамика основных циклических процессов и вылова японского анчоуса.

5.2. Внутривидовая структура и структура популяций японского анчоуса.

Ареал японского анчоуса охватывает обширную акваторию, и сравним с ареалом европейского анчоуса, как по площади, так и по разнообразию условий обитания. Его запасы в настоящее время интенсивно эксплуатируются тремя государствами региона в разных частях ареала. Не удивительно, что вопрос о структуре этого вида, основополагающий для понимания процесса формирования запасов, постоянно поднимается на протяжении всей истории его изучения.

О. Тамура (Татига, 1958) на основании анализа количества позвонков, у неполовозрелого и половозрелого анчоуса в трех районах (из Японского моря, с южного и восточного побережья о. Хонсю) установил, что анчоус из сборов в обоих районах в Тихом океане имел сходное среднее количество позвонков, а сборы из Японского моря отличались по этому показателю, что по мнению автора свидетельствует о наличие двух «рас» в пределах ареала японского анчоуса вокруг Японских островов.

В то же время вариации в среднем количестве позвонков отмечались и у различных сезонных генераций личинок японского анчоуса тихоокеанской популяции в бухте Микава (Kondo, 1967), но в более старших возрастных группах происходит смешение особей этих генераций после чего достоверных различий по количеству позвонков не отмечается (например, у весенне- и осенненерестующего анчоуса старше 1 года).

Личинки весеннего и осеннего нереста в районе Нанкай (у юго-восточного побережья о. Хонсю) также различались по количеству позвонков (у первых их количество в среднем было больше). Однако, у мальков деление по этому признаку произвести не удалось, так как по мнению авторов в данном районе также происходит смешение разных сезонных генераций анчоуса и в дальнейшем их развитие происходит совместно.

В япономорской популяции, у юго-западного побережья о. Кюсю слабое, но стабильное различие в среднем количестве позвонков наблюдалось и у взрослого анчоуса различных сезонных нерестовых группировок (Ogawa, 1976).

Другие исследования, как отмечалось в обзоре литературы, также обнаруживали вариации в количестве позвонков у японского анчоуса в зависимости от места поимки (Takeshita, Tsukahara, 1971; Suzuki, Tanaka, 1979; Asami, Hanaoka, 1957). Было обнаружено (Asami, Hanaoka, 1957), в частности, что, как и у многих других видов рыб с большой протяженностью нерестового ареала в широтном направлении, количество позвонков у личинок анчоуса варьирует в зависимости от температуры, при которой происходит развитие.

На наш взгляд, именно эта особенность — адаптивное изменение количества позвонков в пределах генетически обусловленной «нормы реакции» на изменение температурного фона на нерестилищах в различные сезоны при наличии двух пиков нереста на южных нерестилищах, является для данного вида определяющим фактором для появления групп различимых по количеству позвонков. Таким образом, этот признак, ввиду широких нагульно-нерестовых миграций отдельных особей в течение их жизненного цикла не может использоваться для какого-либо внутривидового деления у японского анчоуса.

При анализе количества жаберных тычинок у японского анчоуса, собранных в районе Камиисо в Сангарском проливе в 1967, 1972, 1973 и 1975 гг. (Kinoshita, 1977а) было установлено, что половых и межгодовых изменений различий по числу жаберных тычинок у анчоуса нет, однако, число жаберных тычинок быстро увеличивается по мере роста анчоуса до длины 7-9 см, после чего их число почти не изменяется, что характерно и для других видов рыб. Однако, в период с середины августа по сентябрь у анчоуса в уловах число жаберных тычинок было наибольшим, а в октябре - декабре - наименьшим.

Уменьшение числа жаберных тычинок у анчоуса в Сангарском пролива с лета к поздней осени вопреки установленной этим автором тенденции увеличения их числа по мере роста анчоуса, свидетельствует по его мнению о том, что в Сангарском проливе в разные сезоны находятся стаи японского анчоуса япономорской и тихоокеанской популяций. В мае - июне сюда подходит для нагула и нереста (Usami, Sugiyama, 1962) япономорский анчоус с меньшим количеством жаберных тычинок. Его более быстрому продвижению на север способствует более быстрый прогрев поверхностных вод южной части Японского моря.

В осенние месяцы, как отмечалось выше, охлаждение вод в Японском море идет более быстрыми темпами и на смену анчоусу япономорской популяции в Сангарском проливе в это время появляется анчоус тихоокеанской популяции.

Кроме этого, Т. Киносита (Kinoshita, 1977б) установил, что анчоус, пойманный в летний период в бухтах Тояма и Шиундзи (северо-западное побережье о. Хонсю) имел наименьшее количество жаберных тычинок на первой жаберной дуге, и выделил его в третью группировку.

Различия в количестве жаберных тычинок у япономорского анчоуса из северного и южного участков ареала в нагульный период наиболее выражены у сеголеток (Kinoshita, 1977a), что, по нашему мнению, может быть, как и в случае с позвонками, онтогенетическим приспособлением к условиям развития анчоуса в северной и южной частях ареала. Слабые различия у старших возрастных групп по этому признаку ясно свидетельствуют 0 смешивании рыб разного происхождения в местах зимовки и нагула, и, таким образом, нельзя говорить о четком разделении анчоуса на субпопуляции исходя из того факта, что у нерестящегося на севере Японского моря анчоуса молодь имеет большее количество жаберных тычинок, чем у молоди из южной части.

Различия по количеству жаберных тычинок у половозрелых особей весенне-летнего и летне-осеннего нереста оказались не достоверны, что

также свидетельствует, на наш взгляд, о слабой обособленности этих нерестовых группировок.

Следует отметить также, что течение, проходящее в Сангарском проливе в летний период, способствует выносу развивающихся здесь личинок япономорской популяции в Тихий океан, где, несомненно, происходит их смешение с личинками из тихоокеанской популяции и в дальнейшем они пополняют именно эту популяцию анчоуса, поскольку пути миграции пелагических рыб здесь определяются системой течений и вихревых структур во фронтальной зоне. Здесь отмечается также проникновение в Тихий океан нерестующего и нагуливающегося половозрелого анчоуса япономорской популяции.

Таким образом, Сангарский пролив, как, по видимому, и пролив Осуми к югу от о. Кюсю и пролив Канмон, ведущий из внутреннего моря Сето в Японское море, являются местами постоянного обмена особями между япономорской и тихоокеанской популяциями.

Исследуя различные аспекты воспроизводства японского анчоуса на фоне долгопериодических колебаний его численности С. Фунакоси (Funakoshi, 1988, 1992) пришел к выводу, что основной причиной более стабильной численности популяций японского анчоуса, в сравнении с другими видами данного района (сардина-иваси, скумбрия) являются особенности его размножения, такие как: порционность икрометания, очень растянутый период размножения с наличием нескольких пиков и структура популяций, состоящих из множества «локальных популяций» (см. обзор литературы). Однако и сам С. Фунакоси (Funakoshi, 1992), признавал, что изолированность этих «локальных популяций» очень слабая. В действительности о ней можно говорить лишь имея в виду младшие возрастные группы анчоуса, а именно нерестовиков в возрасте 0+ и 1+, которые тяготеют к закрытым бухтам и заливам, где они нагуливаются и нерестятся в летне-осенний период (рис. 5.8, 5.9).

Рыбы старших возрастных групп (частично 1+ и 2+, 3+) уже совершают значительные миграции вдоль побережья в основном над

изобатами до 200 м и в нерестовый период (в основном с марта по июль) произвести какое-либо четкое, из года в год подтверждающееся морфогенетических разделение устойчивых групп внутри тихоокеанской и япономорской популяции по положению их нерестилищ не удается. В районе нерестилищ у побережья о. Хонсю они образуют скопления обычно лишь в период нереста, но также высокая их доля в уловах бывает здесь в зимний период в годы высокой численности популяций (рис. 5.9). В годы же низкой численности, когда обостряется пищевая конкуренция дальневосточной сардиной, подходы крупноразмерного анчоуса к нерестилищам, например, у п-ова Босо наблюдались лишь с середины зимы (рис. 5.9).

Тезис С. Фунакоси (Funakoshi, 1992), о том, что «локальность» популяций поддерживается в основном за счет мелких, рано созревающих особей, которые в силу своей морфологии (малые размеры, строение мозжечка) не способны к длительным миграциям (Shimamura, 1969) и, поэтому, тяготеют к определенным, обособленным участкам побережья также кажется малообоснованным, поскольку пополнение этой группы особей происходит главным образом за счет весеннее-нерестующей группировки крупноразмерных особей старших возрастных групп, широко мигрирующих и смешивающихся вдоль побережья с тихоокеанской стороны Японских островов.

Исходя из этих особенностей японского анчоуса, на наш взгляд, к его внутрипопуляционной структуре не совсем применим термин «локальные популяции» предложенный С. Фунакоси (Funakoshi,1992) в том ключе, как это излагает в своей работе К. М. Завадский (1961) (у Завадского - «местная популяция»). Тем более, что из-за своей явной зависимости от перераспределения старших возрастных групп, эти группировки не могут являться единицей запаса, как это характерно для локальных популяций рыб (Иванков, 1997). На наш взгляд, более точно можно охарактеризовать внутрипопуляционную структуру японского анчоуса в основной репродукционной части его ареала, введя понятие

«возрастной биотип», имея в виду как раз те различия в экологии, которые существуют между половозрелым анчоусом младших (0+, 1+) и старших (2+, 3+) и частично (2+, 3+) возрастных групп.

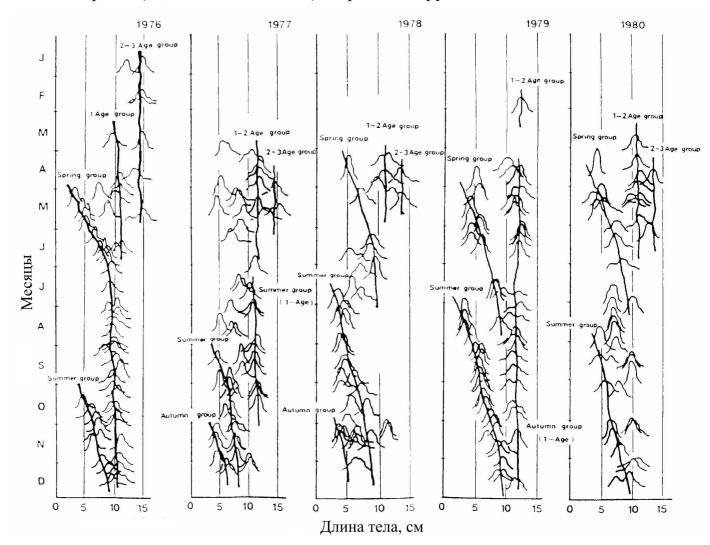


Рис 5.8. Сезонная динамика смены размерно-возрастных групп анчоуса на нерестилищах в зал. Энсю-Нада, Исе и Микава в период с 1976 по 1980 гг. (по Funakoshi, 1988)

Тимофеевым-Ресовским с соавторами (1973)Вслед подразумеваем под «биотипом» «группу фенотипически сходных особей, обладающих близкородственным генотипом и занимающих общий микроареал». Однако, уточняя ЭТУ внутривидовую группировку у анчоуса как «возрастной биотип» мы акцентируем внимание на ее существование для определенных возрастных групп (0+, 1+) районе основных нерестилищ, где нерест идет

круглогодично. Похожее разделение возрастных групп по местам обитания можно проследить и у многих других видов рыб

У некоторых авторов «биотип» рассматривается как синоним «экотипа» (Картавцев, 2008). Однако, мы придерживаемся точки зрения, что «биотип», В отличие OT«экотипа», определяемого «внутривидовая категория ДЛЯ обозначения группы популяций, адаптированных к местным условиям и характеризующихся комплексом обусловленных морфофизиологических наследственно признаков» (Иванков, 1997), имеет ранг ниже популяционного. Осенне-нерестующий анчоус, в основном в возрасте 0+, 1+, не является мелкий самовоспроизводящейся группировкой (что необходимо ДЛЯ популяционного статуса), поскольку пополняется за счет потомства весенне-нерестующего крупного анчоуса (AC > 9 см) (рис. 5.9) в возрасте старше года. В свою очередь, с возрастом особи осенне-нерестующего анчоуса пополняют весенне-нерестующую группировку.

Данный «возрастной биотип» характерен именно для района основных нерестилищ, поскольку, как показывают наблюдения на северной границе ареала и в открытом океане, выносимые в эти районы личинки и молодь анчоуса смещаются вместе с водными массами вблизи субарктической фронтальной зоны и не мигрируют, в отличие от половозрелых особей в осенне-зимний период в прибрежные районы Японии (Приложение 4).

Двухлетки анчоуса в южной части ареала могут принадлежать к разным «возрастным биотипам». Часть из них (особи весеннего нереста) может нагуливаться и нереститься в весенне-летний период вместе с трех- и четырехлетками, а другая часть (и весеннего и летне-осеннего нереста) приступает к размножению во второй половине лета в прибрежной зоне вместе с частью сеголеток весеннего нереста и нагуливаются здесь же, не совершая длительных миграций.

Подобная миграционная и репродуктивная стратегия, позволяющая осваивать большие ресурсы и более разнообразные местообитания, и,

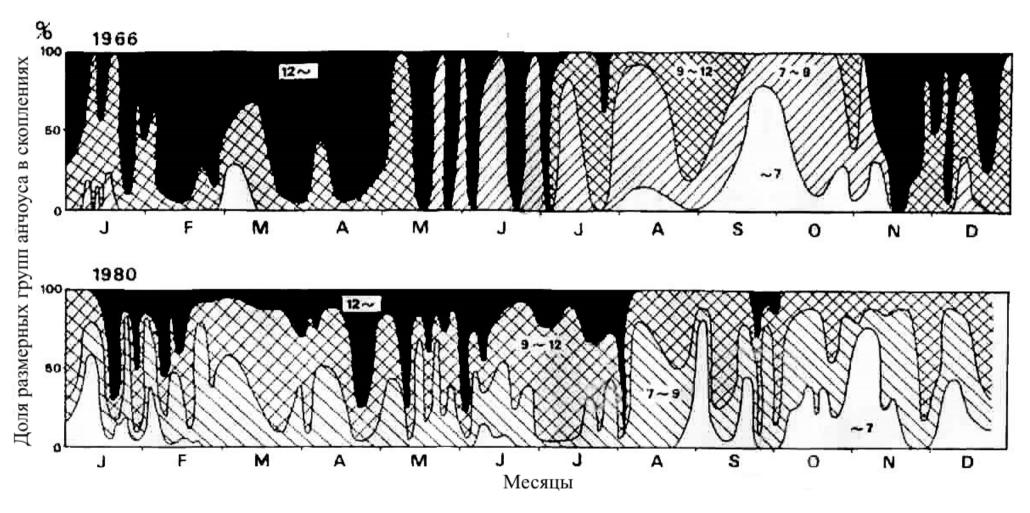


Рис. 5.9. Годовая динамика размерного состава уловов японского анчоуса ставными неводами у п-ова Босо в год высокой (1966) и низкой (1980) численности тихоокеанской популяции. Цифрами обозначены размерные группы анчоуса (<7 см, 7-9 см, 9-12 см, >12см) (по Kondo, 1960, 1980)

соответственно, повышать устойчивость популяции, характерны и для других видов этого рода, например, *Engraulis australis* (Dimmlich, Ward, 2006).

На севере нерестового ареала выделяется только одна нерестовая группировка, состоящая из рыб старше года. Сеголетки в этом районе также присутствуют и, как и на юге ареала, тяготеют к более прогретым прибрежным, эстуарным участкам. Однако, они не достигают (за более короткий период нагула) в этих районах половой зрелости и не образуют самостоятельной нерестовой группировки, как это наблюдается на юге.

Вышеизложенное не дает повода говорить о панмиксии популяций на всем ареале японского анчоуса. Безусловно, мы принимаем выделение япономорской и тихоокеанской популяций, основные нерестилища которых хорошо обособленны на протяжении всего года.

Не до конца понятен статус группировки, нерестящейся во внутреннем море Японии (Сето), поскольку, как было показано (Zenitani, Kimura, 2007), личинки выклюнувшиеся здесь, в дальнейшем могут переноситься течением в океан и далее распространяться вдоль побережья Японии течением Куросио.

Генетические исследования анчоуса, нагуливающегося И нерестящегося в Восточно-Китайском, Желтом морях и вдоль побережья Корейского п-ова в Японском море также не дают основания, как это указывает ряд авторов, выделять в этом районе какие-либо группы популяционного уровня (Kim et al, 2004, Yu et al., 2005, Oh et al., 2009), хотя, например, у северо-восточной побережья о. Тайвань группировки, различия, нерестящиеся осенью И весной, имеют двукратно превосходящие различия между группировками, нерестящимися весной с материковой и с мористой стороны острова (Chen et al., 2010). Во всех использованных для этих исследований выборках отмечалась высокая вариабельность, что, как полагают авторы, является результатом широкой панмиксии у анчоуса в период нагула и пассивного переноса с течениями икры и личинок внутри ареала. С этими выводами хорошо

согласуются и результаты нашего исследования изменений химического состава отолитов в онтогенезе (рис. 3.11), показывающие присутствие в выборках из зал. Петра Великого особей разного происхождения и с различной историей миграций в онтогенезе.

Средние размеры половозрелого анчоуса в северной части Японском море в одних и тех же возрастных группах, как правило, несколько больше, чем на северной границе ареала с тихоокеанской стороны Японских островов (табл. 5.2, Приложение 4). Как в тихоокеанской, так и в япономорской популяциях в нерестовых и нагульных скоплениях обычно преобладают самки (табл. 5.6).

Таблица 5.2 Резмерно-весовые характеристики японского анчоуса в нагульных и нерестовых скоплениях в северной части Японского моря в пероид с 1926 по 2004 гг.

Дата, источник	Место лова	AC,	cm	M,	Г	Самцы АС			мки
		Xcp		Xcp		Xcp		AC	
		min-max		min-max		%		Xcp	
								%	
1926-1928 Амброз,	зал. Петра	15,3	13,2-16,8	30	20-40	15	13,6-	15,4	57,2
	Великого (1930)						42,8		-100
1944-1960	Южное Приморье	13,8-	12,1-17,5		11-45	14,4	33,6	14,5	66,4
Пушкарева	(1970)	16,0							
28.10.1948	Антоново	133	11,3-14						
Дружинин,	(1951)								
6.09.1950 Фридлянд	Антоново (1951)	6,1	5,9-7,7						
20.10.1950 -//-	Корсаков (1951)	14	13-14,6						
26.06.1958	зал. Анива	14,6	12,8-15,3						
Дружинин, Дарда	(1963)								
1952-1959 Дарда	Южный Сахалин		8-17	22.4					
	(1968)								
20.06.1957 Храпкова	- //- (1961)		13,5-16				23		76
1994 июль-август,	б. Киевка,	15,6	14,0-17,4	30	19-39				
Чавтур, 1995*									
1995 июль-август	-//-	14,3	2,0-16,5	24,5	16-34	14,1	24	14,4	76
Шелехов, Иванков	(1997)	7,8**	6,6-9,8	3,8	2,5-7,5	8,1	46	7,9	54
1996 июль, Шелехов	зал. Петра	14,2	12,6-15,5	21,6	16-33,2	14,2	8	14,2	92
	Великого								
1996 август,	зал. Посьет	6,6**	5,5-8,8	2,1	1,3-5,1				
Соколовский А. С.									
1997 июль, Шелехов	зал. Петра	14,9	14,0-16,0	27,0	23-34,4	14,8	80	15,3	20
	Великого					-			
1997 август-сентябрь,	зал. Посьет,	9,6**	5,9-15,5	7,3	1,2-27,8	10,3	58	9,2	42
Соколовский									
2004 июль, Шелехов	зал. Петра	13,1	10,6-15,5	18,9	8,9-36,	12,9	46,7	13,3	53,3
	Великого		-		9				

^{*-} Архив кафедры водной экологии и аквакультуры ДВГУ, ** - сеголетки, в скобках -год публикации.

Практически для всех орудий лова (тралы, жаберные сети, ставные невода), которыми производился облов японского анчоуса, возрастной состав уловов однороден. Если в улове преобладали две возрастные группы, то особи в них обычно имели сходные размеры тела (табл. 5.3).

В небольшом количестве уловов присутствуют хорошо различимые по размеру и весу группы, что вероятнее всего указывает на облов двух или большего количества стай анчоуса (Приложение 4).

Это согласуется с результатами исследования, проведенного ранее японскими учеными (Inoue, 1970 и др.), которые установили, что отклонения от средней длины тела у особей в более чем 90% исследованных уловов анчоуса составляет не более ±2 см, то есть стаи анчоуса, как правило, однородны по размерно-возрастным показателям.

Крейсерская скорость плавания анчоуса, как считает М. Иноуе (Inoue, 1970), приблизительно составляет 3 длины тела в секунду. У анчоуса это приводит к тому, что разница в размерах тела порядка 2-3 см (как в среднем между двух- и трехлетками) уже обеспечивает разделение особей с такими различиями в скоплениях. В то же время разница в размерах между трех- и четырехлетками у анчоуса в среднем менее 2 см и четырехлетки постоянно наблюдались нами в скоплениях трехлеток и никогда не встречались отдельно.

Анчоус младших возрастных групп в Тихом океане за пределами шельфа в период нагула встречается обычно значительно мористее основных скоплений половозрелого анчоуса (табл. 5.3, Приложение 4), что связанно, по-видимому, с выносом части потомства в весенний период с основных нерестилищ течением Куросио. В этот период положение оси Куросио и фронтальной зоны способствуют выносу икры и молоди анчоуса от побережья.

В начале же лета проходит более динамичное смещение водных масс к северу и это определяет направление миграции половозрелого анчоуса старших возрастных групп и переноса личинок анчоуса (Шелехов, 1996; Савиных, 1998 (личное сообщение)).

В Японском море младшие возрастные группы в районах нагула (от южного Приморья до Татарского пролива) появляются в июле-сентябре, гораздо позже половозрелого анчоуса (табл. 5.2., Приложение 4). Часть молоди переносится в потоке ветвей Цусимского течения, часть нарождается в данных районах. К осени последняя отличается более мелкими размерами, отставая в длине в среднем на 2-3 см.

По данным японских исследователей за 1997-2001 гг. (Oshima, 2004) в Цусимском проливе и примыкающей части Восточно-Китайского моря в июле-сентябре пелагическим тралом облавливались две модальные группы со средними размерами 7-9 см и 11-13 см (в разные годы и месяцы), что по нашим расчетам соответствует сеголеткам раннего весеннего нереста и годовикам летнее-осеннего нереста предыдущего года (младшая группа), и двух и трех леткам (старшая группа).

На наш взгляд, такие различия в распространении половозрелого анчоуса и его молоди связаны с разницей в нерестовых стратегиях анчоуса япономорской и тихоокеанской популяций, о чем мы упоминали выше.

Таблица 5.3 Возрастной состав (%) уловов японского анчоуса в Тихом океане.

	Долгота	Широта	Возраст					
Период	в.д.	с.ш.	0+	1+	2+	3+		
	147°30'	40°54'	0	1,2	91,9	6,9		
ноябрь -	148°00'	41°05'	0	0	95,8	4,2		
декабрь	150°04'	41°08'	14,8	85,2	0	0		
1991	150°25'	41°35'	3,9	43,5	51,3	1,3		
	150°58'	42°02'	0	21,7	72,3	6		
	151°30'	41°27'	0	77,8	14,4	2,2		
	153°17'	39°07'	100	0	0	0		
июль	155°59'	43°29'	2,1	0	87,2	10,7		
1995	160°02'	42°31'	0	7,4	91,5	1,1		
	162°53'	40°00'	0	1,8	97,6	0,6		
	164°00'	40°00'	0	82	16,8	1,2		

Сроки зимовальных миграций японского анчоуса на всем его ареале, по-видимому, определяются в основном температурным

фактором. Основная часть нагульного анчоуса мигрирует на юг, например, из района южного Приморья в октябре — начале ноября, когда температура воды у поверхности опускается ниже 10°С (Пушкарева, 1960; Дарда, 1968; Степаненко, 1986). Устойчивость японского анчоуса к низким температурам, однако, намного выше. Например, в декабре 1998 - январе 1999 гг. в уловах трала в Кунаширском проливе неоднократно встречались единичные жизнеспособные особи японского анчоуса при температуре +1°С - +3°С (Шелехов, Багинский, 1999) (Приложение 3, 4).

5.3. Расчет биомассы нерестового и нагульного анчоуса

Важнейшими характеристиками состояния популяций являются численность и биомасса. Мы попытались определить их значения в динамике в период с 1978 г. до 2002 г, когда происходила смена эпох доминирующих видов рыб в пелагиали Северо-Западной части Тихого океана. По этому периода собран наиболее значительный материал как отечественными, так и зарубежными исследовательскими институтами.

Исходя из месячной продукции икры японского анчоуса, подсчитанной по результатам ихтиопланктонных съемок, проводимых японскими исследовательскими организациями (Mori et al., 1988: Zenitani et al., 1995), мы попытались оценить ежегодную биомассу нерестующего японского анчоуса.

Долю самок в нерестовых скоплениях по массе мы принимали в среднем равной 0,655. По данным уловы тралов в 1991-1995 гг. в СЗТО, литературным данным для северной части Японского моря (Дарда, 1968; Храпкова, 1960, 1961) и данным японских исследователей (Tsuruta, Hirose, 1989) она колеблется от 0,31 до 0,86.

Средняя масса тела нерестящихся самок в скоплениях в разные сезоны и разные годы варьировала, и эта разница могла по разным данным составлять до 10 гр. (табл. 5.6). Однако, как показали И. Тцурута и К. Хиросе (Tsuruta, Hirose, 1989), удельная порционная плодовитость

самок в большей мере зависела от сезона, чем от массы тела самки. Поэтому мы сочли возможным применить данные этих авторов по порционной плодовитости японского анчоуса для всего рассматриваемого периода.

Таблица 5.4 Нерестовые характеристики японского анчоуса (* - по данным Tsuruta, Hirose, 1989)

		, ,	
	Интервал между	Средняя порционная	Количество полных
Месяц	нерестами, суток*	удельная	нерестовых циклов
		плодовитость, икр./гр*	
Январь			0,91
Февраль			0,89
Март			0,98
Апрель	4	195	1,37
Май	3,5	330	2,16
Июнь	2,5		5,59
Июль	2	611	7,68
Август	1,8		7,87
Сентябрь	1,9	392	5,07
Октябрь	2,1	384	4,08
Ноябрь			2,21
Декабрь			1,43

Подсчитанная нами биомасса нерестового анчоуса y тихоокеанского побережья о. Хонсю (рис. 5.10) очевидно, несколько занижена из-за того, что не учитывается икра, выедаемая самим анчоусом гидробионтами. другими У близкородственного И МНОГИМИ калифорнийского анчоуса может выедаться до 30% собственной икры (Smith et al., 1989; MacCall, 1980). Кроме того, в литературе есть указания на значительное выедание икры анчоуса некоторыми ракообразными, например, до 28% икринок калифорнийского анчоуса может, согласно исследованиям Г. Х. Тейлакера, выедаться эвфаузидами (Theilacker, 1988). В большом количестве (от 6 до 67%) икра японского анчоуса в весенний период, по наблюдениям И. Иномото и других авторов, выедается так же ночесветками Noctiluca mirialis (Enomoto, 1956; Hattori, 1962, цит. по Takao et al., 1983).

Промысел анчоуса ведется практически круглогодично в разных частях ареала и, например, японский вылов производителей в зимний период до начала массового нереста ежегодно составляет до 30% от вылова, что учли при определении МЫ производителей. Полученные нами результаты показывают, что биомасса нерестового японского анчоуса в период подъема численности в начале 90-х в тихоокеанской популяции превышала 1,4 млн. т., а в япономорской популяции, данные по которой более отрывочные, она была в эти же годы порядка 700 тыс. тонн. Это ставит анчоуса на второе, после дальневосточной сардины, место ПО биомассе среди массовых промысловых видов рыб этого региона. Однако, в силу того, что анчоус не является полным экологическим двойником сардины, он не занял полностью ее нишу в ходе перестройки ихтиоцена СЗТО в конце 80-х года XX века и его биомасса, даже в годы наибольшей численности, многократно уступала биомассе сардины, достигавшей в начале 80-х 20 млн. т (Беляев и др., 1994).

В период нагула в зоне субарктического фронта мористее южных Курил по данным траловых съемок анчоус образует плотные скопления со второй половины лета до второй половины осени (Приложение 3). В годы высокой численности его биомасса здесь может достигать нескольких миллионов тонн (табл. 5.5)

Таблица 5.5 Численность и биомасса японского анчоуса в зоне субарктического фронта в Тихом океане по данным траловых съемок.

год	2001	2002	2001	2002
сезон	биомасс	са тыс.т	гь, млн. экз.	
лето*		103,48		5099,2
лето**		847,14		47980,3
осень*	2485,30		280991,0	

Примечание: * - открытые воды Тихого океана 150-160 в.д., **- район южных Курил (200-мильная зона),

Из-за очень отрывочных данных о нересте анчоуса в Японском море, отсутствия сопоставимых с нашими данных о нересте анчоуса в водах у Корейского полуострова и данных о нересте анчоуса в летний период в Желтом море, в экономических зонах Китая и Кореи, мы не можем произвести аналогичный расчет полной его биомассы в этой части ареала.

В Желтом и Восточно-китайском морях с конца 80-х годов XX века достаточно регулярно проводились траловые и акустические съемки в основном на зимовальных скоплениях (Zhao et al., 2003; Wang et al., 2007; Ohshimo, 2004), а в водах Республики Корея и икорные съемки (Kim, Lo, 2001).

Акустические съемки, проводимые китайскими исследователями, покрывали практически всю центральную часть Желтого моря и позволяли на пике оценивать биомассу анчоуса в Желтом море до 4,12 млн. тонн в ноябре-декабре 1992 г. и 3,85 млн. тонн в аналогичный период 1994 г.

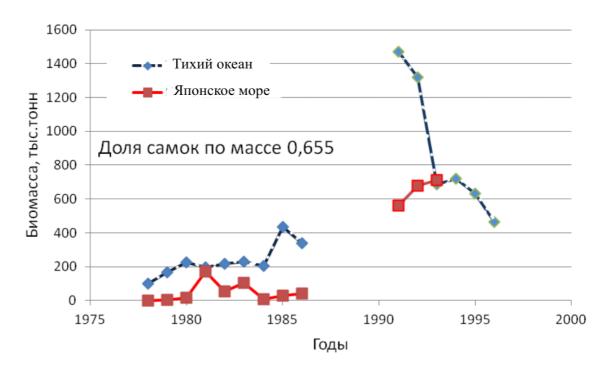


Рис. 5.10. Динамика биомассы половозрелого японского анчоуса тихоокеанской популяции в период 1978 по 1996 гг., и япономорской популяции в период с 1978 по 1993 гг. по данным икорных съемок на основных нерестилищах у Японских островов (районы I-VI рис. 1.1).

Икорные съемки в водах Республики Корея в Цусимском проливе (площадь акватории 22660 км2) в период с 1990 по 1994 гг. позволили оценить биомассу нерестящегося здесь анчоуса порядка 82,36 тыс. тонн в весенний период и в 343,15 тыс. тонн в летний период (Oh et al., 2009).

В российских водах Японского моря мы можем судить о биомассе нагуливающегося анчоуса по периодическим съемкам ТИНРО-центра (Дударев и др., 2004) (табл 5.7).

Таблица 5.6 Размерно-весовые показатели половозрелых особей японского анчоуса и соотношение полов в его скоплениях в Тихом океане, Охотском и Японском морях

			Ι				доля	
дата	коорд	цинаты		самцы		самки		N,
	широта	долгота	средняя длина,АС, мм	средняя масса, г	средняя длина,АС, мм	средняя масса, г	самок	шт.
июль - август 1989	41°14'- 49°29'	131°32'-141°46'	145,7	29,3	149,8	34,7	0,54	250
июль-сентябрь 1990	38°26'- 45°02'	134°02'-161°0'	130,6	20,2	135,7	22,8	0,57	1308
апрель-июнь 1991	34°30'-36°48'	140°51'-147°23'	13,3	18,9	13,6	19,7	0,60	750
июль-август 1991	44°38'-44°40'	146°20'-146°29'	136,8	21,7	139,9	24,3	0,46	50
октябрь 1991	42°58'	148°21'	140,9	26,1	137,1	23,4	0,56	25
ноябрь-декабрь 1991	36°56'-42°02'	141°16'-151°31'	13,5	21,8	13,6	21,9	0,60	675
июнь 1992	35°59'-38°00'	141°09'-143°53'	13,5	22,8	14,0	25,8	0,60	150
июнь 1993	42°52'	133°42'	145,0	28,2	144,4	27,4	0,36	22
иоябрь 1993	37°20'-41°40'	141°00'-146°00'	13,6	21,9	13,3	21,0	0,50	275
июль-август 1994	42°52'	133°42'	151,7	27,6	157,0	30,7	0,77	183
сентябрь 1994	44°41'	149°52'	141,4	28,7	146,7	31,6	0,54	50
июль-август 1995	42°52'	133°42'	125,2	18,6	136,3	23,3	0,72	242
июль-август 1995	40°00'-44°31'	150°00'-165°02'	13,0	19,7	12,2	18,7	0,60	428
сентябрь-ноябрь 1995	39°46'-49°11'	129°37'-141°12'	123,7	17,1	125,6	17,0	0,62	352
июль 1996	43°00'	131°46'	141,8	20,1	142,5	21,7	0,92	150
июль сентябрь 1997	42°38'	130°45'	104,2	9,4	91,4	5,6	0,43	37
июль сентябрь 1997	42°52'	133°42'	148,3	26,5	148,6	28,1	0,47	81
август 1997	41°30'-43°00'	142°10'-146°35'	12,6		12,9		0,52	85
июль-август 1997	42°55'	131°43'	140,4	23,3	118,9	13,9	0,44	34
сентябрь 1997	39°50'-44°15'	132°08'-138°25'	126,2	24,4	130,7	34,6	0,64	148
август-октябрь 1998	44°37'-47°00'	142°43'-150°45'	134,4	24,3	139,8	28,7	0,50	149
июнь 1999	42°52'	133°42'	153,1	32,6	158,8	37,6	0,52	94
июль-сентябрь 1999	47°13'	138°47'	145,9		141,1		0,37	97
июль 1999	42°55'	131°43'	89,6	4,8	89,1	4,7	0,66	41
июнь-июль 2000	42°55"	131°43'	13,9	20,0	14,3	22,1	0,48	200
сентябрь-октябрь 2001	41°54'-44°25'	146°30'-150°09'	133,5	21,6	125,1	,	0,48	116
ноябрь 2001	40°20'-45°57'	149°51'-160°02'	113,6	11,3	112,4	10,8	0,64	495
май-июнь 2003	42°56'	131°43'	134,7	21,7	136,4	22,4	0,57	100
август-октябрь 2003	42°52'-42°55'	131°45'-131°52'	127,2		136,3		0,58	109
июнь-июль 2004	42°56'	131°43'	129,4	17,7	132,8	19,9	0,53	135
август-сентябрь 2004	37°12'-37°06'	129°13'-129°24'	120,6		124,2		0,63	30

Максимальная средняя плотность скоплений японского анчоуса за пределами 12-мильной зоны в Японском море была отмечена по данным траловых съемок ТИНРО-центра осенью 1995 (311 кг/км2) и летом 1990 г. (138 кг/км2). В другие годы, когда проводились траловые съемки (1985, 1988, 1989, 1993, 1997, 2002, 2003) в летне-осенний период средняя плотность распределения была обычно значительно (на порядок) меньше.

Биомасса, оцененная по этим данным, не превышала 93,5 тыс. т (осень 1995) (табл. 5.7). Следует, однако, иметь в виду, что траловая съемка без сопутствующей акустической съемки обычно не дает адекватной оценки численности для видов образующих стаи, косяки и т.п. По данным авиаразведки в 70-х годах у побережья Приморья и Сахалина, например, анчоус перемещался в основном у поверхности в небольших косяках массой от 3 до 20 т.

В единственном случае, когда применялся тралово-акустический метод оценки (СРТМ «Ленск» октябрь-ноябрь 1991), биомасса была определена для ИЭЗ России Японского моря южнее 46° 30' с.ш. в 500±100 тыс. т., притом, что средние уловы были ниже, чем в 1990 г.

Таблица 5.7 Численность и биомасса японского анчоуса в северо-западной части Японского моря по данным траловых съемок.

7111011 0 110	попекого моря по данным трановых свемок.									
сезон	съемка	1985	1988	1989	1990	1995	1997	2003		
	Биомасса тыс.т									
весна	1		0,042							
лето	1	0,059	2,378	12,302	41,243		2,737			
лето	2	0,324								
осень	1			0,617		93,16		7,81		
			Числен	ность, мл	Н. ЭКЗ.					
весна	1		0,987							
лето	1	2,068	88,72	418,199	1706,69		292,743			
лето	2	15,84								
осень	1			19,448		5882,32		396,156		

Таким образом, имеющиеся в нашем распоряжении данные о численности и биомассе анчоуса, оцененные по результатам траловых

съемок, могут рассматриваться только как относительные величины, позволяющие проводить сравнение в межгодовом и межсезонном плане.

140 **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

Сложная система миграционных процессов разных возрастных групп и растянутость нерестового периода приводят к формированию сложной размерно-возрастной структуры скоплений и трудно интерпретируемой структуры отолитов и чешуи японского анчоуса. Эти факторы обуславливают слабую выраженность мод в размерных и весовых рядах уловов анчоуса, когда там присутствует смесь возрастных групп, начиная с двухлеток. Наиболее это выражено в период зимовки.

Трудности в определении возраста, связанные с подобными факторами, в старших возрастных классах также характерны для многих видов рыб, что приводит исследователей к необходимости более широкого использования альтернативных традиционным методов идентификации годовых, сезонных И прочих регистрирующих образований с привлечением размерно-весовых характеристик отолитов (Spratt, 1972; Mosegaard et al., 1988; Wright et al., 1990, и др). Ранее было неоднократно показано, что трансгрессия в размерных и весовых рядах отолитов, что особенно важно именно в старших возрастных группах, выражена гораздо меньше, чем в размерных и весовых рядах для самой рыбы (Fletcher, 1991).

Непосредственное использование размерных и весовых рядов отолитов ДЛЯ выделения возрастных групп применяется пока сравнительно редко (Fletcher, 1995), однако в сочетании с другими меристическими признаками их использование дало очень хорошие результаты (Boehlert, 1985; Pawson, 1990; Wilson et al., 1991 и другие). В большинстве случаев эти результаты были достаточно близки к определениям методом подсчета годовых приростов на отолитах. Наши показали наибольшую близость результатов исследования также определений возраста по размерным характеристикам отолитов к результату определения с помощью подсчета суточных микроприростов на них.

Проведенные нами исследования показали, что методы определения возраста по размерам отолитов и количеству сезонных меток на отолитах и чешуе имеют различную точность и не дают однозначных результатов.

Воспроизводимость результатов при определении возраста по сезонным меткам на отолитах была довольно низкой.

Широко используемая большинством японских и российских исследователей методика определения возраста по чешуе (Hayashi, Kondo, 1957) дает результаты, значительно хуже воспроизводимые при повторных определениях, чем по размерам отолитов. Особенно это заметно в старших возрастных группах, где часто требуется исключение при подсчетах значительной доли особей с «плохой» чешуей, что, по нашему мнению, может значительно искажать реальный возрастной состав выборок.

Результаты определения возраста по чешуе также достаточно далеки от результатов подсчета микроприростов на отолитах. При анализе данных за 1996 г. оказалось, например, что двухлетки анчоуса, выделенные этим методом, имели в среднем большую массу тела и размер отолитов, чем особи из более старших возрастных групп.

Результаты одних и тех же методов определения возраста для анчоуса япономорской и тихоокеанской популяций заметно расходились. Также различалась и степень сопоставимости результатов определения разными методами внутри этих популяций.

Все это приводит нас к необходимости принятия унифицированных методик определения возраста для японского анчоуса. В качестве такой методики для ранних стадий развития, включая личиночную и мальковую, на данный момент можно предложить только подсчет суточных колец на саккулярном отолите (сагитте), который хорошо зарекомендовал себя и в ранее проведенных работах (Тѕијі, Аоуата, 1984, Watanabe, Kuji, 1991; Takahashi et al., 2000; Takasuka, Aoki, 2006 и др.). Для старших возрастных групп японского анчоуса подсчет

микроприростов также дает наиболее точные результаты (Namiki et al., 2010), однако, он крайне трудозатратный и, поэтому наиболее приемлемым остается метод использования измерения отолитов с дальнейшей графической интерпретацией рядов распределения этого показателя.

Приведение имеющихся на данный момент данных о возрастной структуре выборок анчоуса, полученных с использованием различных методик, в единую систему возможно лишь в достаточно приближенном виде с учетом выявленных нами особенностей этих подходов. Удается выявить лишь общие закономерности, которые несколько различаются для япономорской и тихоокеанской популяций японского анчоуса.

Популяционная структура японского анчоуса, на наш взгляд, несет в себе проявления характерной для некоторых видов экологической и географической разобщенности старших и младших (сеголеток и годовиков) возрастных классов.

Анализ районов зимовки, нагула и нереста в ареале японского анчоуса позволяет выделить две популяции: япономорскую и тихоокеанскую. К этой точке зрения склонялись многие зарубежные исследователи (Hayashi, 1961; Ogawa, Nakahara, 1979; Funakoshi, 1992 и др.)

Одновозрастные половозрелые особи япономорской популяции, мигрирующие на нагул в северную часть ареала, отличаются от особей тихоокеанской популяции несколько более крупными размерами и более высоким, по нашим расчетам, темпом роста после достижения половой зрелости.

Все ранее предпринимавшиеся попытки выделения субпопуляций анчоуса на основании счетных морфологических характеристик, таких, например, как количество позвонков и жаберных тычинок, не принесли положительных результатов, поскольку, данные признаки имеют обычно ярко выраженную широтную клинальную изменчивость, а анчоус обеих

популяций способен совершать длительные нагульно-нерестовые миграции практически по всему ареалу.

Отсутствуют также убедительные доказательства существования субпопуляций, выделенных по топографическому принципу с ареалами, ограниченными мысами и полуостровами (Kondo, 1969; Takao, 1964).

Основополагающий принцип какого-либо внутривидового подразделения подразумевает обособленность воспроизводства каждой группировки, наличие характерной для них собственной динамики численности, что дает возможность рассматривать выделяемые группировки у промысловых видов как единицы запаса (Ogawa, Nakahara, 1979; Иванков, 1997). Этот принцип был использован И. Огавой и Т. Накахарой для выделения тихоокеанской (Kuroshio current group) и япономорской (Tsushima current group) популяций. Однако попытки производить подразделения без учета данного принципа продолжаются и в настоящее время. Например, С. Фунакоси (Funakoshi, 1988, 1992) ориентируясь в основном на районы наиболее активного, круглогодичного практически нареста, предложил произвести подразделение анчоуса «локальные популяции», на **RTOX** изолированность их кратковременна и никогда не продолжалась круглогодично. По существу, она характерна лишь для младших возрастных групп половозрелого анчоуса.

Безусловно, растянутый нерест и вовлеченность в него на основных нерестилищах в разные сезоны всех возрастных групп анчоуса очень важны для формирования популяционной структуры и численности популяций японского анчоуса, но термин «локальная популяция» в данном случае теряет свой первоначальный смысл. Исходя из этого, мы предложили ввести для описания экологических групп японского анчоуса, формирующих сезонные нерестовые группировки на его основных нерестилищах термин «возрастной биотип». «Возрастной биотип» – это характеризующаяся определенным местом обитания,

сроками нереста, возрастным составом и миграционным поведением внутрипопуляционная группировка половозрелого анчоуса.

таких японского анчоуса МЫ выделяем два биотипа: весенненерестующий анчоус в возрасте от 1+ до 3+, широко мигрирующий период нагула всему ПО ареалу И летне-осенненерестующий анчоус в возрасте 0+ - 1+, тяготеющий к закрытым бухтам и заливам на юге ареала.

Сеголетки анчоуса встречаются и на северных границах ареала и в зоне выселения в открытом океане в годы высокой численности, как за счет расширения в эти области нерестового ареала летом, так и за счет выноса с основных нерестилищ. Однако, их количество несравнимо меньше, а уровень смертности из-за неблагоприятных условий развития в период нагула и зимовки существенно выше. Их влияние на пополнение всегда незначительно.

В возрасте старше года особи разных сезонов выклева и из разных участков ареала активно перемешиваются в зимовальных и нагульно-нерестовых скоплениях, что косвенно подтверждается и проведенным нами анализом изменения соотношения компонентов вещества отолитов в онтогенезе отдельных особей, выловленных в период нагула на севере ареала (зал. Петра Великого).

Термин «сезонные расы», широко используемый для других видов рыб, в частности для лососевых, к которому прибегали ранее и для описания структуры японского анчоуса (Takeshita, Tsukahara, 1971), относится к надпопуляционному уровню организации вида, в то время как весеннее-И летнее-осенненерестующий анчоус внутрипопуляционные временные группировки, не отвечающие необходимому более высокого ДЛЯ уровня признаком самовоспроизводства.

выводы

- 1. Исследование различных методов определения возрастной структуры популяций японского анчоуса показало, что наиболее подходящим является определение возраста по отолитам. Наиболее точные результаты давал подсчет суточных микроприростов как для молоди, так и для половозрелых особей.
- 2. Методом, пригодным для оперативного определения возраста половозрелых особей японского анчоуса является метод с использованием размерных характеристик саккулярного отолита сагитты (наибольшая длина), дающий наиболее близкие результаты с подсчетом микроприростов на сагитте. Три использованных нами метода определения возраста с четырьмя их модификациями, основанные на использовании отолитов и чешуи, у японского анчоуса зачастую дают трудно сопоставимые результаты.
- Использованный нами метод анализа изменчивости состава вещества отолитов по мере их роста позволил в сочетании с определением возраста и сезона выклева по микроприростам на отолитах выявить в выборке из зал. Петра Великого особей с различными моделями миграционной активности, онтогенезе. Это является реализованными В (наряду присутствием в выборках особей с весенним и осенним типами склеритограмм) подтверждением масштабного смешения половозрелого анчоуса в пределах ареала его популяций и отсутствия устойчивых локальных популяций (субпопуляций).
- 4. Японский анчоус подразделяется на две популяции: япономорскую и тихоокеанскую. Выделяются два основных района нереста, разобщенных географически: 1) район Восточно-Китайского и Японского морей к югу от залива Тояма;

- 2) тихоокеанский район у юго-восточного побережья о-вов Кюсю, Сикоку и Хонсю. Смешение анчоуса этих районов ограничено не только в период нереста, но и в период нагула за счет миграций в разных системах течений.
- 5. Помимо основных нерестилищ, где нерест может идти практически круглогодично (обычно за исключением декабря-января), анчоус активно нерестится в летний период практически по всему ареалу вплоть до о. Сахалин на севере и 165° в.д. на востоке. На юге выделяются два пика нереста: в конце весны начале лета и в конце лета начале осени, на севере ареала нерест идет только летом.
- 6. Протяженные нагульно нерестовые миграции характерны лишь для анчоуса старших возрастных групп, особи которых могут принимать участие в нересте весной на юге ареала, а летом продолжать нерестится по мере продвижения на север. Молодь анчоуса на юге ареала держится в основном у побережья в закрытых заливах и бухтах, где нагуливается и может принимать участие в нересте уже на первом году жизни.
- 7. Сезонные темпоральные и возрастные группировки анчоуса на юге ареала представляю собой, по нашему мнению, «возрастные биотипы» внутрипопуляционные временные группировки особей со сходными морфо-биологическими характеристиками.

147 СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврутина Э.В. К вопросу о методике определения возраста и темпа роста рыб // Тр. Сибирск. научн. рыбохоз. станции. Красноярск. 1929. Т. 3. Вып. 3. С. 105-160.

Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И. Методические рекомендации к определению продукции икры для рыб с порционным нерестом. - Калининград: Изд-во Атлант. НИИ рыбн. хоз-ва и океаногр. 1988. 24 с.

Алексеев Ф.Е., Алексеева Е.И. Определение стадий зрелости гонад и изучение половых циклов, плодовитости, продукции икры и темпа полового созревания у морских промысловых рыб. Методическое пособие. - Калининград: Изд-во Атлант. НИИ рыбн. хоз-ва и океаногр. 1996. 73 с.

Амброз А.И. Анчоус и его промысловые возможности в зал. Петра Великого.// Рыбн. хоз-во Дальнего Востока. 1930. № 5. Вып. 6. С. 62-65.

Апс Р.А. Анализ строения отолитов балтийского шпрота как метод изучения его экологии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, 1981. 16 с.

Апс Р.А. Определение возраста балтийского шпрота по отолитам // Fischeree-Forschung. Helt. 1982. № 1. С. 55-58.

Апс Р.А., Мейлер Б.Л., Саммелсельг В.А. О строении зон роста отолитов балтийского шпрота *Sprattus sprattus balticus* (G. Schneider) (Clupeidae) // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22, Вып. 3. С. 503-507.

Архипов А.Ф., Андианов Д.П., Лисовенко Л.А. Использование метода Паркера для оценки биомассы нерестового запаса порционно нерестующих рыб на примере черноморской хамсы, *Engraulis encrasicolus* Ponticus // Вопр. ихтиологии. 1991. Т. 31. Вып. 6. С. 939-950.

Байталюк А.А., Шелехов В.А. Уточнение возрастной структуры сайры Японского моря с помощию анализа микроструктуры отолитов // Вопр. ихтиологии. 2002. Т 42. № 4. С. 519-527.

Беляев В.А. Межгодовая изменчивость воспроизводства и прогноз урожайности поколений скумбрии // Изменч. состава ихтиофауны, урожайности поколений и методы прогнозирования запасов рыб в северной части Тихого океана. – Владивосток: Изд-во ТИНРО. 1988. С. 93-107.

Беляев В. А. и др. Распределение, биология и состояние запасов сайры, сардины и скумбрии в 1991 г. // Архив ТИНРО-центр. 1991. № 21263. 107 с.

Беляев В. А. и др. Распределение, биология и состояние запасов сайры, сардины и скумбрии // Архив ТИНРО-центр. 1994. № 21755. 149 с.

Бирман И.Б. Морской период жизни и вопросы динамики стад тихоокеанских лососей: Автореф. дис.... д-ра биол. наук. М.: ВНИРО. 1975. 39 с.

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

Бугаев В.Ф. Азиатская нерка (пресноводный период жизни, структура локальных стад, динамика численности). - М.: Колос. 1995. 464 с.

Васнецов В.В. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых // Зоол. журн. 1934. Т. 13. Вып. 3. С. 540-583.

Веденский А.П. Результаты работ совместной советско-корейской экспедиции в западной части Японского моря // Архив ТИНРО-центр. 1957. № 5740. 10 с.

Веденский А.П. Краткие итоги рейса СРТ-4399 в южной части Японского моря // Архив ТИНРО-центр. 1958. № 6201. 13 с.

Глебов И.И., Савиных В.Ф., Байталюк А.А. Субтропические мигранты в юго-западной части Берингова моря // Вопр. ихтиологии. 2010. Т.50. Вып. 4. С. 480-494.

Гмурман В.Е. Теория вероятностей и математическая статистика: Учебное пособие для вузов.— 10-е издание, стереотипное.— Москва: Высшая школа. 2004. 479 с.

Дарда М.А. Распределение и биологические характеристики анчоуса (*Engraulis japonicus* Schl.) в водах Сахалина // Изв. ТИНРО. 1968. Т. 65. С. 42-48.

Дементьева Т.Ф. Закономерности колебаний численности основных промысловых рыб и методы промысловых прогнозов // Тр. Всесоюзн. конф.по вопр. рыб. хоз-ва. - М.: Изд-во АН СССР. 1951. С. 19-36.

Дементьева Т.Ф. Рост рыб в связи с проблемой динамики численности // Зоол. журн. 1952. Т. 31. Вып. 1. С. 634-637.

Дементьева Т.Ф. Роль пополнения в формировании промысловых стад и оценке запасов рыб// Труды ВНИРО. 1971. Т. 79. С. 50-57.

Дементьева Т. Ф. Биологическое обоснование промысловых прогнозов. – М: Пищевая промышленность. 1976. 238 с.

Дружинин А.Д., Дарда М.Т. Некоторые данные о сардине и анчоусе // Изв.ТИНРО. 1963. Т.49. С. 238-239.

Дружинин А.Д., Фридлянд И.Г. Некоторые данные об анчоусе в водах Сахалина // Изв. ТИНРО. 1951. Т. 35. С. 186-188.

Дударев В.А., Байталюк А.А., Мокрин Н.М., Шелехов В.А. Современное состояние сырьевой базы рыболовства в северо-западной части Японского моря // Вопросы рыболовства. 2004. Т. 5. № 3(19). С. 405-417.

Завадский К. М. Учение о виде. – Л.: Изд-во Лен. унив. 1961. 253 с. Замахаев Д.Ф. Нерестовые марки на чешуе каспийских сельдей //

Тр. ВНИРО. 1940. Т.14. С. 3-20.

Замахаев Д.Ф. Различия биологических показателей на чешуе с отдельных участков тела сельди // Тр. Московск. техн. ин-та. рыбн. пром. и хоз-ва. 1951. Вып. 4. С. 18-31.

Иванков В.Н. Изменчивость и микроэволюция рыб. - Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та. 1997. 124 с.

Иванков В.Н., Марченко С.Л., Ефанова Н.В., Христенко М.К., Кравченко Д.Н., Маслов Д.А., Чавтур А.В. Возраст полового созревания и особенности чешуи кеты в разных частях ареала // Изв. ТИНРО. 1997. Т.122. С. 177-187.

Кагановская С.М. О достоверности вычисления длины и темпа роста по чешуе с разных участков тела сардины-иваси // Изв. ТИНРО. 1937. Т. 12. С. 115-123.

Картавцев Ю.Ф Молекулярная эволюция и популяционная генетика: Учебное пособие. – Владивосток: Издательство Дальневосточного государственного университета, 2-е изд. 2008. 307 с

Камия Н. Пелагическая икра и личинки рыб в заливе Татеяма // Научные доклады (известия) Токийского научно-исследовательского рыбохозяйственного института. 1916. Т. 11. 4 с. (перевод).

Кушинг О.Х. Морская экология и рыболовство. – М.: Пищевая промышленность. 1979. 279 с.

Ли Р.М. Определение роста рыб // В сб. стат. по. методикам определения возраста и темпа роста рыб.- Красноярск. 1926. С. 17-32.

Линдберг Г.У. О нахождении иваси и анчоуса на Камчатке // Природа. 1935. № 5. С. 47-48.

Линдберг Г.У., Легеза М.И. Рыбы Японского моря и сопредельных частей Охотского и Желтого моря. Ч. 2. - М.-Л.: Наука. 1965. 391 с.

Лычаков Д.В. Отолиты круглоротых и рыб: эволюция и некоторые количественные соотношения // Сенсорные системы. 1994. Т.8. № 3-4. С. 7-15.

Лычаков Д.В. Исследование структуры отолитовой мембраны миноги, *Lampetra fluviatilis*, в связи с эволюцией отолитов и отоконий // Ж. эвол. биохим. и физиол. 1995. Т.31. № 2. С. 175-185.

Лычаков Д.В. Исследование отолитового аппарата молоди осетровых рыб // Ж. эвол. биохим. и физиол. 1995. Т.31. № 3. С. 328-336.

Майорова А.А. Определение возраста и возрастного состава хамсы у берегов Грузии // Тр. научн. рыбохоз. станции Грузии 1939. Т.II.

Маркун М.И. Возраст и рост уральского леща // Изв. Прикладной ихтиологии. 1927. Т.6. № 2. С. 133-155.

Махмудбеков А. А. К вопросу о расовом составе каспийского пузанка в уловах западного побережья Среднего Каспия. - Баку : Б. и. 1939. С. 3-26

Мина М.В. О разработке метода объективной оценки структуры зон на отолитах рыб // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 5. Вып. 4(37). С. 732-735.

Мина М.В. Структура отолитов трески Белого моря. Материалы по экологии трески Северной Атлантики. - М.: Наука. 1968. С. 154-161.

Мина М.В. Способ объективизации и уточнения оценок возраста рыб // Вопр. ихтиологии. 1973. Т.13. Вып. 1. - С. 110-118.

Монастырский Г.Н. К методике определения темпа роста рыб по измерениям чешуи // В сб. стат. по. методикам определения возраста и темпа роста рыб. Красноярск. 1926. С. 40-80.

Монастырский Г.Н. О методах определения линейного роста рыб по чешуе // Тр. ин-та рыбн. хоз. 1930. Т. 5. Вып. 4. С. 1-44.

Монастырский Г.Н. Запасы вобла Северного Каспия и методы их оценки. Вобла Северного Каспия, Ч. II // Труды ВНИРО. 1940. Т. XI. С. 115-170.

Монастырский Г.Н. Динамика численности промысловых рыб // Тр. ВНИРО. 1952. Т. XXI. С. 3-162.

Набиев Х.У. Биологическая характеристика японского анчоуса бухты Киевка (южное Приморье). Курсовая работа. – Владивосток: архив ДВГУ. 1980. 37 с.

Найденко С.В., Байталюк А.А., Мокрин Н.М., Шелехов В.А. Современный статус нектонного сообщества верхней эпипелагиали северо-западной части японского моря // Рыбное хозяйство. 2005. № 3. С. 34-36.

Никольский Г.В. Экология рыб. - М.: Высшая школа, 1974. - 367 с. Новиков Ю.В. Зона течения Куросио // Биол. рес. Тихого окена. - М.: Наука. 1986. С. 443-458.

Новиков Ю.В., Свирский В.Г. Долгопериодические изменения численности основных промысловых рыб северо-западной части Тихого

океана // Биол. рес. открытого океана (Биол. рес. гидросферы и их использование). - М.: Наука. 1987. С. 189-214.

Павлов Д.С., Груздева М.А, Кузищин., К.В., Поляков М.П Разнообразие мигрантной жизненной стратегии мальмы *Salvelinus malma* (Walbaum) Камчатки на основе анализа соотношения ионов Sr 2+/Ca2+ в отолитах. - Петропавловск-Камчатский: Камчатпресс. В: Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих мо- рей: материалы XIII международной научной конференции, по- священной 75-летию со дня рождения известного отечественного специалиста в области лесоведения, ботаники и экологии д.б.н. С.А. Дыренкова. 2012. С. 98–101.

Павлычев В.П. Пространственно-временная изменчивость гидрометеорологических условий в районе СЗТО, Охотском, Беринговом и Японском морях // Архив ТИНРО-центр. 1995. №222031. С. 24-88.

Панченко В.В., Шелехов В.А. Возраст и рост нитчатого шлемоносца *Gymnocanthus pistilliger* (Cottidae) в водах южного Приморья (Японское море) // Вопр. ихтиологии. 2007. Т. 47. № 2. С. 228- 237.

Покудов В.В. О влиянии солнечной активности на меандрирование Куросио // Изв. ДВНИИГМИ. 1978. Вып.71. С. 149-156.

Полутов И.А. Теплолюбивые рыбы у берегов Камчатки // Природа. 1954. № 3. С. 99.

Н.Ф. Пушкарева Японский анчоус.-Об исследованиях, проведенных в японском море в 1960 году советской группой ТИНРО советско-корейской научно-промысловой экспедиции Вонсанского научно-исследовательского рыбной института промышленности Восточного моря: Отчет о НИР// Архив ТИНРО. 1961. Инв. № 7638. С. 92-111.

Пушкарева Н.Ф. Отчет об исследованиях, проведенных советско-корейской научно-промысловой экспедицией в Японском море в 1960 г// Архив ТИНРО-центр. 1961. № 7738. 10 с.

Пушкарева Н.Ф. Анчоус северо-западной части Японского моря// Изв. ТИНРО. 1970. Т.74. С. 54-66.

Рабинерсон А.И. О применении метода Шмальгаузена определения константы роста к некоторым вопросам ихтиологии // Изв. отд. прикл. ихтиологии научно-произв. исслед. ГОИА. 1929. Т. 9. Вып. 1. С. 42.

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

Саблин В.В. Влияние океанологических условий на формирование поколений тихоокеанской сайры // Тез. докл. XIV Тихоокеан. Науч. Конгр. Биологическая продуктивность Тихого океана. – М. 1979. С. 117-118.

Савиных В. Ф. Состав нектона приповерхностных вод зоны субарктического фронта северо-западной части Тихого океана по данным уловов дрифтерных сетей // Вопр. ихтиологии. 1998. Т.38. № 1. С. 22-32.

Соколовская Т.Г., Беляев В.А. Рекомендации по сбору и обработке ихтиопланктона зоны течения Куросио. — Владивосток: Изд-во ТИНРО. 1987. 69 с.

Степаненко М.А. Экологические особенности воспроизводства и формирования численности калифорнийского анчоуса, *Engraulis mordax* (Girard 1854) // Исслед. по биологии и пром. Океанографии. 1978. Вып.9. С.107-114.

Степаненко М.А. Анчоусы // Биол. рес. Тихого океана. - М.: Наука. 1986. - С.167-175.

Таранец А.Я. Краткий определитель рыб Советского Дальнего Востока и прилегающих вод // Изв. ТИНРО. 1937. Т.11. 200 с.

Терещенко К.К. Вобла, ее рост и плодовитость // Тр. Астраханской ихтиол. лаборатории. 1913. Т.3. Вып. 2.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. - М.: Наука. 1973. 277 с.

Тюрин П.В. Тугун реки Енисей в систематическом и биологическом отношениях // Тр. Сибирской научн. ст. 1929. Т.З. Вып. 3. С. 1-104.

Хоар У., Рендолл Д., Бретт Дж. Биоэнергетика и рост рыб: Пер. с англ./ Под. ред.- М.: Легкая и пищевая пром-сть. 1983. 408 с.

Храпкова Н.В. Материалы по нересту анчоуса и сардины // Изв. ТИНРО. 1960. Т.46. С. 247.

Храпкова Н.В. Исследования размножения анчоуса и сардины в Приморье // Тр. Ин-та Океанологии. 1961. Т.43. С. 320-327.

Чжан и др. Рыбы залива Бохай, Желтое море. - Пекин, 1956. 353 с.

Чугунова Н.И. Методика изучения возраста большеглазого пузанка (*Caspialosa saposhnicovi* Jr.) // Тр. ВНИРО. 1940. Т.14. С. 21-46.

Чугунова Н.И. Методика изучения возраста и роста рыб - М.: Советская наука. 1952. 116 с.

Чугунова Н.И. О восстановлении истории индивидуальной жизни рыбы по его чешуе // Зоол. журн. 1955. Т. 34. № 5. С. 1099-1117.

Чугунова Н.И. Руководство по изучению возраста и роста рыб (методическое пособие по ихтиологии) - М.: Изд-во.АН СССР. 1959. 163 с.

Шелехов В.А. Особенности распределения икры и личинок пелагических видов рыб у северо-восточного побережья о. Хонсю на примере японского анчоуса (май — июнь 1995 г.) // Сборник докладов юбилейной научной конференции. — Владивосток: Дальрыбвтуз. 1996. С. 174-176.

Шелехов В.А. Формирование отолитов у личинок японского анчоуса, *Engraulis japonicus*, и их использование для определения возраста // Тезисы докладов Всероссийской конф. молодых ученых 21-23 мая 1997 – Владивосток: ТИНРО-центр. 1997а. С. 78.

Шелехов В.А. Методические особенности определения возраста японского анчоуса из траловых уловов // Тезисы региональной естественно-научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых, Владивосток. 1997б. С. 22.

Шелехов В.А. Рост регистрирующих структур (чешуи и отолитов) у японского анчоуса и их использование для определения возраста // Тез.

докл. региональной конф. по актуальным проблемам морской биологии и экологии и биотехнологии студентов, аспирантов и молодых ученых. — 4-5 ноября 1999 г. — Владивосток: Изд-во ДВГУ. 1999а. С. 166-167.

Шелехов В.А. Распределение японского анчоуса на северных границах ареала в 1998 г. // Материалы совещания российских и японских специалистов и ученых по исследованию лососевых, сайры, скумбрии, сардины и др. и состоянию их запасов. Октябрь 1999. - Владивосток, Архив ТИНРО-центр. 1999б. 5 с.

Шелехов В.А. Особенности роста отолитов у двух видов рыб отряда Clupeiformes (японский анчоус и коносир) на личиночной стадии развития // Изв. ТИНРО. 2000. Т. 127. С. 182-187.

Шелехов В.А. Формирование отолитов у предличинок длиннорылой камбалы (*Limanda punctatisima punctatisima*) в условиях аквариумного эксперимента.// Вопр. Ихтиологии. 2002. Т. 42. № 4. С. 512-518.

Шелехов В.А. Японский анчоус: состояние запасов и перспективы их освоения на российском Дальнем Востоке // Рыбак Приморья. май 2003.

Шелехов В.А. К вопросу о темпе роста и продолжительности жизни *Diaphus theta* Eigenmann et Eigenmann (Myctophiformes, Myctophidae). // Вопр. Ихтиологии. 2004. Т. 44. №5. с. 661-668.

Шелехов В. А., Жигалин А.Ю., Иванов А.Н. и др. Экология, воспроизводство, распределение, расчет запаса, динамика численности и допустимые уловы сайры, сардины, скумбрии и анчоуса в СЗТО и Японском море // Архив ТИНРО-центр. 1995. № 22058. 186 с.

Шелехов В. А., Давыдова С.В., Жигалин А.Ю., и др. Экология, воспроизводство, распределение, расчет запаса, динамика численности и допустимые уловы сайры, сардины, скумбрии и анчоуса в СЗТО и Японском море // Архив ТИНРО-центр. 1997а. № 22622. 159 с.

Шелехов В.А., Иванков В.Н. Возрастная структура и рост японского анчоуса *Engraulis japonicus* в северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. 1997б. Т.37. № 4. С. 497-505.

Шелехов В.А., Сурина О.М. Сравнительный анализ точности различных методов определения возраста японского анчоуса // Тезисы докладов Региональной конференции по актуальным проблемам морской биологии и экологии (ДВГУ). - 2-3 октября 1998 г. - Владивосток: Изд-во ДВГУ. 1998. С. 127-128.

Шелехов В.А., Багинский Д.С. О случае нахождения беззубых особей *Anotopterus nikparini* (Anotopteridae, Aulopiformes) в районе Южных Курил // Тез. докл. региональной конф. по актуальным проблемам морской биологии и экологии и биотехнологии студентов, аспирантов и молодых ученых. — 4-5 ноября 1999 г. — Владивосток: Изд-во ДВГУ. 1999. С. 165-166.

Шелехов В.А., Байталюк А.А. Изменчивость микроструктура отолитов тихоокеанской сайры *Cololabis saira* (Brewoort) (Beloniformes, Scomberesocidae) и ее использование для определения возраста // Вопр. Ихтиологии. 2001. Т. 41. № 5. С. 637-645.

Шелехов В.А., Хен Г.В., Самко Е.В., Сезонное распределение нектона в эпипелагиали субарктического фронта северо-западной части тихого океана // XIII международная конференция по вопросам промысловой океанографии, Светлогорск, Калининградская обл., 12-17 сентября 2005. - Калининград: Изд-во АТЛАНТНИРО, 2005. - С. 278.

Шерифф К. Об определение роста рыб по чешуе // В сб. стат. по. методикам определения возраста и темпа роста рыб. - Красноярск, 1926. С. 35-40.

Шмальгаузен И.И. О закономерностях роста у животных // Природа. 1928. № 9. С. 815-838.

Шунтов В.П. Рыбы течения Куросио // Океан и человек. - Владивосток.: Дальневост. Кн. Изд-во. 1978. С. 29-44.

Шунтов В.П., Васильков В.П. Долгопериодические флюктуации численности северо-тихоокеанских сардин // Вопр. ихтиологии. 1982. Вып. 2. С.187-199.

Aass P. Age determination and year-class fluctuations of cisco, *Coregonus albula* L., in the Mjosa hydroelectric reservoir, Norway. - Drottningholm (Sweden) // Institute of fresh water research. Report. 1972. Vol. 52. P. 5-22.

Alemany F., Alvarez F. Formation of initial daily increments in sagittai otoliths of reared and wild *Sardina pilchardus* yolk-sac larvae // Mar. Biol. 1994. Vol. 121. P. 35-39.

Asami T. Studies on the Japanese anchovy *Engraulis japonicus* (Houttuin), along the coast of Nonkai region of Japan // Nankai Reg. Fish. Res. Lab. Per. 1962. № 16. P. 1-55.

Asami T., Hanaoka M. On the variation of vertebral number of iwashi, with special reference to its possibility of being a clue for testing difference of races of environmental conditions during their development // Nakai Reg. Fish. Res. Lab. Rept. 1957. Vol. 5. P. 59-73.

Ausen V. Age, growth, population size, mortality and yield in the whitefish (*Coregonus lavaretus* (L)) of Haugatjern a eutrophic Norwegian lake // Norw. J. Zool. 1976. Vol. 24. N 4. P. 379-405.

Barkman R.C., Bengtson D.A., Beek A.D. Daily growth of juvenile fish (*Menidia menidia*) in the natural habitat compared with j venues reared in the laboratory // Rapp. P.-v. Reun. Cons., int. Explor. Mer. 1981. Vol. 178. P. 324-326.

Barnes C., Jennings S., Barry J.T. Environmental correlates of large-scale spatial variation in the δ 13C of marine animals. Estuarine, Coastal and Shelf // Science. 2009. Vol. 81. P. 368–374.

Bayliff W.H. Growth, mortality and exploitation of the Engraulidae, with special reference to the Anchoveta, Cetengralis, Mysticetus, and the Colorado, *Anchoa maso* in the eastern Pacific ocean // Bull. Inter-American Tropical Tuna Commission. 1967. Vol. 12. № 5. P.367-432.

Baytalyuk A.A., Shelekhov V.A. Age and growth of pacific saury, features of the stock structure in the different areas // Proceedings of the workshop on new progress in the stock assessment and related biological characteristics of Pacific saury (*Cololabis saira*). Tohoku. 2004. P. 117-125.

Beamish R.J., Fournier D. A method for comparing the precision of a set of age determination // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1981. Vol. 38. P. 982-983.

Beamish R.J., McFarlane G.A. The forgotten requirement for age validation in fisheries biology // Transactions of the American Fisheries Society. 1983. Vol. 112. P. 735-743.

Beamish R.J., McFarlane G.A. Current trends in age determination methodology. In Summerfelt R.C., Hall G.E. (ed.). Age and growth of fish. 1987. P. 15-42.

Bennett, J. T., Boehlert, G. W. Turekian, K. K. Confirmation of longevity in *Sebastes diploproa* (Pisces: Scorpaenidae) from Pb-210/Ra-226 measurements in otoliths //Marine Biology. 1982. Vol. 71. P. 209–215.

Blacker R.W. Chemical composition of the zones in cod (*Gadus morhua* L.) otoliths // J. Conseil perman. Internat. Explorat. Mer. 1969. Vol. 33. № 1. P. 107-108.

Blacker R.W. Recent advances in otolith studies. In Harden Jones F.R. (ed.). Sea fisheries research. 1974. P. 67-90.

Blacker R.W. Stereoscan observations of a plaice otolith // J. Cons. Int. Explor. Mer. 1975. Vol. 36. P. 184-187.

Blaxter H.S., Hemel G. The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus*) // J. Cons. perm. int. Explor. Mer. 1963. Vol. 28. P. 211-244.

Boehlert G.W. Using objective criteria and multiple regression models for age determination in fish // Fish. Bull. US. 1985. Vol. 83. P. 103-117.

Brothers E.B. Methodological approaches to the examination of otolith in aging studies. In Summerfelt R.C., Hall G.E. (ed.). Age and growth of fish. 1987. P. 319-330.

Brothers E.B., Mathews C.P., Lasker R. Daily growth increments in otoliths from larval and adult fishes // Fish. Bull. US. 1976. Vol. 74. P. 1-8.

Brothers E.B., McFarland W.N. Correlations between otolith microstructure, growth and life history transitions in newly recruited French grunts (*Haemulon flavolineatum* (Desmarest), Haemulidae) // Rapp p-v Reun. Cons. Int. Explor. Mer. 1981. Vol. 178. P. 369-374.

Butler J.L. Growth during larval and juvenile stages of the northern anchovy, *Engraulis mordax*, in the California current during 1980 – 84 // Fish. Bull. US. 1989. N 87. P. 645-652.

Campana S.E. Feeding periodicity and the production of daily growth increments in otoliths of steelhead trout (*Salmo gairdneri*) and starry flounder (*Platichthys stellatus*) // Can. J. Zool. 1983. Vol. 61. № 7. P. 1591-1597.

Campana S.E. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications // Mar. Ecol.-Prog. Ser. 1999. Vol. 188. P. 263-297.

Campana S.E., Neilson J.D. Daily growth increments in otoliths of starry flounder (*Platichthys stellatus*) and the influence of some environmental variables in their production // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1982. Vol. 39. P. 937-942.

Campana S.E., Gagné J.A., Munro J. Otolith microstructure of larval herring (Clupea harengus); image or reality // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1987. Vol. 44. P. 1922-1929.

Campana, S.E., Fowler A.J., Jones C.M. Otolith elemental fingerprinting for stock identification of Atlantic cod (*Gadus morhua*) using laser ablation ICPMS // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. Vol. 51. P. 1942-1950.

Canales M.T., Leal E. Parámetros de historia de vida de la anchoveta *Engraulis ringens* Jenyns, 1842, en la zona centro norte de Chile // Revista de Biologia Marina Y Oceanografia. 2009. Vol. 44. N 1. P. 173–179.

Caswell H. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. 1989. - Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA.

Chang W. Statistical method for evaluation the reproducibility of age determination // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1982. Vol. 39. № 8. P. 1208-1210.

Chen C.S., Tzeng C.H., Chiu T.S. Morphological and molecular analyses reveal separations among spatiotemporal populations of anchovy (*Engraulis japonicus*) in the Southern East China Sea // Zoological Studies. 2010. Vol. 49. N 2. P. 270–282.

Chilton D.E., Beamish R.J. Age determination methods for fishes studies by the Groundfish Program at the Pacific Biological Station // Canadian Special Publication of fisheries and Aquatic Sciences. 1982. Vol. 60. 102 p.

Chilton D.E., Bilton H.T. A new method using dorsal fin rays for ageing chinook salmon (*Oncorhynchus tschawytscha*) and evidence of its validity // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1986. Vol. 43. P. 1588-1594.

Dale T. Embryogenesis and growth of otoliths in the cod (*Gadus morhua*). In Dahl et al. (ed.) The propagation of cod. 1984. P. 231-250.

D'Amours D., Landry J.G., Lambert T.C. Growth of juvenile (0-group) Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) in the Gulf st. Lawrence // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1990. Vol. 47. P. 2212-2218.

DeAngelis D.L., Rose D.A., Crowder L.B., Marschall E.A., Lika D. Fish cohort dynamics: application of complementary modeling approaches // Am. Nat. 1993. № 142. P. 604-622.

Degens E.T., Deuser W.G., Haedrich R.L. Molecular structure and composition of fish otoliths // Mar. Biol. 1969. № 2. P.105-113.

Dimmlich W.F., Ward T.M. Ontogenetic shifts in the distribution and reproductive patterns of Australian anchovy (*Engraulis australis*) determined by otolith microstructure analysis // Marine and Freshwater Research. 2006. Vol. 57. P. 373–381.

Đurović, M., Pešić, A., Regner, S., Joksimović, A., Mandić, M., Kasalica, O., Krpo-Cetkovic, J. Daily otolith increments and growth rate of juvenile anchovy, *Engraulis encrasicolus* (Linnaeus, 1758), in the south-eastern Adriatic Sea // Acta Adriatica. 2012. Vol. 53. N 3. P. 331–340.

Elliot J.M. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates // Sci. Publ. 1977. N 25. 144 p.

Enomoto Y. On the occurrence and the food of *Noctiluca scintillans* (Macartiney) in the waters adjacent to the coast of Kyushu, with special reference to the possibility of damage caused to the fish eggs by that plankton // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1956. Vol. 22. N 2. P. 82-89.

FitzGerald J.L., Thorrold S.R., Bailey K.M., Brown A.L., Severin K.P. Elemental signatures in otoliths of larval walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) from the northeast Pacific Ocean // Fish. Bull. (Washington, D.C.) 2004. Vol. 102. P. 604–616.

Fletcher W.J. A test of the relationship between otolith weight and age for the pilchard, *Sardinops neopilchardus* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. Vol. 48. P. 35-38.

Fletcher W.J. Application of the otolith weight - age relationship for the pilchard, *Sardinops sagax neopilchardus* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. Vol. 52. P. 657-664.

Folkvord A., Hunter J.R. Size-specific vulnerability of northern anchovy, *Engraulis mordax*, larvae to predation by fishes // Fish. Bull. US. 1986. Vol. 84. № 4. P. 859-870.

Foucher R.P., Fournier D. Derivation of Pacific cod age composition using length-frequency analysis // North Am. J. Fish. Manag. 1982. Vol. 2. P. 276-284.

Funaki O Difference of growth between Japanese anchovy and Japanese sardine larvae based on daily increments of otolith in Sagami Bay during winter // Bull. Kanagawa. Pref. Fish. Res. Inst. 2004. Vol. 9. P. 25–31.

Funakoshi S. Studies on the reproduction mechanisms of Japanese anchovy (*Engraulis japonicus* Houttuyn) in Enshu-Nada, Ise and Mikawa Bays // Bull. Aichi Fish. Res. Inst. 1988. Vol. 10. 208 p.

Funakoshi S. Relationship between stock levels and the population structure of the Japanese anchovy // Mar. Behav. Physiol. 1992. Vol. 21. P. 1-84.

Funakoshi S., Muranaka F., Ikeda T. Food and survival of the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus* (Houttuyn)-I - Distribution of copepod nauplii in waters along the pacific coast of central Honshu // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. Ocean. 1983. № 44. P. 76-86.

Funamoto T., Aoki I. Reproductive ecology of Japanese anchovy off the Pacific coast of eastern Honshu, Japan // Journal of Fish Biology. 2002. Vol. 60. N 1. P.154–169.

Geffen A.J. Otolith ring deposition in relation to growth rate in herring (*Clupea herengus*) and turbot (*Scophthalmus maximus*) larvae // Marine Biology. 1982. Vol. 71. P. 317–326.

Goodfriend, G. A. Rapid racemization of aspartic acid in mollusc shells and potential for dating over recent centuries // Nature. 1992. № 357. P. 399–401.

Gjøsæter H. Tilseth S. Primary growth increments in otoliths of cod larvae (*Gadus morhua* L.) of the Arcto-norwegian cod stock // Fisk. Dir. Skr. Ser. Havunders. 1982. Vol. 17. P. 287-295.

Graham B. S., Koch P. L., Newsome S. D., McMahon K. W., Aurioles D. Using isoscapes to trace the movements and foraging behavior of top predators in oceanic ecosystems. - NY: In Isoscapes: Understanding Movement, Pattern, and Process on Earth Through Isotope Mapping (West, J. B., Bowen, G. J., Dawson, T. E. & Tu, K. P., eds). 2010. P. 299–318.

Güraslan C., Fach B.A., Oguz T. Modeling the impact of climate variability on Black Sea anchovy recruitment and production // Fisheries Oceanography. 2014. Vol. 23. N 5. P. 436–457.

Hales L.S., Hurley D.H. Validation of daily increment formation in the otoliths of juvenile silver perch *Bairdiella chrysura* // Estuaries. 1991. Vol. 14. № 2. P. 199-206.

Hayashi S. Fishery biology of the Japanese anchovy *Engraulis japonicus* (Hauttuyn) // Bull.Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 1961. № 31. P. 145-268.

Hayashi S. A note of the biology and fishery of the Japanese anchovy *Engraulis japonicus* (Houttuyn) // Cal. Coop.-Ocean. Fish. Invest. Rep. 1967. № 11. P. 44-57.

Hayashi S., Kondo K. Growth of the Japanese anchovy. IV. Age determination with the use of scales // Bull. Tokai. Reg. Fish. Res. Lab. 1957. № 17. P. 31-64.

Hedges, K. J., Ludsin, S. a., & Fryer, B. J. Effects of ethanol preservation on otolith microchemistry // Journal of Fish Biology. 2004. Vol. 64. N 4. P. 923–937.

Heidinger R.C., Clodfelder K. Validity of the otolith for determining age and growth of walleye, striped bass, and small mouth bass in power plant cooling ponds. In Summerfelt R. C., Hall G. E. (ed.). Age and growth of fish. 1987. P. 241-252.

Hiramoto K. Fishery biology of the Japan Sea anchovy in the waters off the Boso Peninsula-I. Maturation and aggregation of the large sized adults, and distribution of the eggs // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1968. Vol. 34. № 1. P. 36-43.

Hourston A.S. Abnormal cessation of growth in a herring otolith // J. Fish. Res. Board. Canada. 1968. Vol. 25. № 11. P. 2503-2504.

Hunter J.R., Goldberg S.R. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy (*Engraulis mordax*) // Fish. Bull. US. 1980. Vol. 77. № 3. P. 641-652.

Hunter J.R., Leong R. The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax* // Fish. Bull. US. 1981. Vol. 79. P. 215-230.

Imai C., Tanaka S. Effect of sea water temperature on egg size of Japanese anchovy // Bull. Jap. Sci. Soc. Fish. 1987. Vol. 53. № 12. P. 2169-2178.

Huppert D.D., MacCall A.D., Stauffer G.D. A review of technical issues in the anchovy management plan // SWFSC Admin Rep. 1980. 234 p.

Inoue M. The size range of anchovy schools from the viewpoint of their swimming speed // J. Tokio. Univ. Fish. 1970. Vol. 57. № 1. P. 17-24.

Irie T. The crystal texture of the otolith of a marine teleost Pseudosciaena // J. Fac. Fish. Anim. Husb. Hiroshima Univ. 1955. Vol. 1. № 1. P. 1-13.

Irie T. The growth of the fish otolith // J. Fac. Fish. Anim. Husb. Hiroshima Univ. 1960. Vol. 3. № 1. P. 203-229.

Irie T., Yokoyama T., Yamada T. Calcification of fish otolith caused by food and water // Bull. Jap. Soc. Scient. Fish. 1967. Vol. 33. № 1. P. 24-26.

Itoh S., Saruwatari T., Nishikawa H., et al. Environmental variability and growth histories of larval Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*) and Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) near the frontal area of the Kuroshio // Fisheries Oceanography. 2011. Vol. 20. N 2. P. 114–124.

Iversen SA., Zhu D., Johannessen A., Toresen R.. Stock size, distribution and biology of anchovy in the Yellow Sea and East China Sea // Fish . Res. 1993. Vol. 16. P. 147-163.

Japanese Fishery Agency Catches and biological characteristics of fish species caught by Japanese fishing vessels: I-III. 1979.

Japanese Fishery Agency Catches and biological characteristics of fish species caught by Japanese fishing vessels. 1986.

Jhingnan A.G. Validity of scale as age indicator in *Setipinna phasa* (Hamilton) and interpretation of 'salmonoid bands' and 'spawning marks' // Proc. Indian Nat. Sci. Acad. B. 1971. Vol. 37. № 4. P. 234-262.

Jin Xianshi Marine Fishery Resources and Management in China // ICFO Seminar, Qingdao, China 25-29 October 2000, http://www.lib.noaa.gov/retiredsites/china/marineresource.html

Jolivet A., Bardeau J.F., Fablet R., et al. Understanding otolith biomineralization processes: new insights into microscale spatial distribution of organic and mineral fractions from Raman microspectrometry // Analytical and Bioanalytical Chemistry. 2008. Vol. 392. N 3. P. 551–560.

Kenji A. Stock and fisheries of anchovy in the pacific waters of northern Japan // Материалы совещания российских и японских специалистов и ученых по исследованию лососевых, сайры, скумбрии, сардины и др. и

состоянию их запасов. Октябрь 1997. - Владивосток, Архив ТИНРО-центр. 1997. № 22585. 145 р.

Kim J.Il Ecological study of anchovy, *Engraulis japonicus* (Houttuyn), in the southern waters of Korea. – Pusan: Dep. Fish. Biol, Graduate school, Nat. Fish. Univ. 1988. 47 p.

Kim J.Y., Cho E.S., Kim W.J. Population genetic structure of Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) in Korean waters based on Mitochondrial 12C Ribosomal RNA gene sequences // Journal of Life Science. 2004. Vol. 14. N 6. P. 938–950.

Kim J., Lo N.C.H. Temporal variation of seasonality of egg production and the spawning biomass of Pacific anchovy, *Engraulis japonicus*, in the southern waters of Korea in 1983-1994 // Fisheries Oceanography. 2001. Vol. 10. N 3. P.297–310.

Kinoshita T. On the component population separated by the polymodal frequency distribution of the Japanese anchovy population // Bull. Fac. Fish. Hokk. Univ. 1969. Vol. 20. № 1. P. 25-35.

Kinoshita T. Population analysis of the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, in Northern Japan based on the number of gill-racers. I. Seasonal and annual differences in the relationship between the number of gill-rakers and the body length among the samples collected in Kamiiso // Bull. Fac. Fish. Hokk. Univ. 1977. Vol. 28. № 3. P. 118-126.

Kinoshita T. Population analysis of the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, in Northern Japan based on the number of gill-racers. II. Comparison of localities with regard to the number of gill-rakers // Bull. Fac. Fish. Hokk. Univ. 1977. Vol. 28. № 3. P. 127-136.

Kobayashi M., Sugumoto T., Hirano T. Surface current patterns in the Kumano-nada and the Enshu-nada seas for different types of the Kuroshio paths based on GEK data-I-for periods without large meander of the Kuroshio // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. Ocean. 1984. № 46. P. 18-26.

Komatsu T., Sugimoto T., Ishida K. I., et al. Importance of the Shatsky Rise area in the Kuroshio Extension as an offshore nursery ground for Japanese

anchovy (*Engraulis japonicus*) and sardine (*Sardinops melanostictus*) // Fisheries Oceanography. 2002. Vol. 11. N 6. P. 354–360.

Kondo K. Studies of the anchovy scales -I. Difference in the scale characters from various body areas, with the consideration on ecological significance of the grooves // Tokai Reg. Fish. Res. Lab. Bull. 1957. Vol. 17. P. 15-24.

Kondo K. Mode of life of the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus* (Houttuyn)-III. Aggregation of immatures and adults of the Pacific fraction along Honshu in the waters extending between the Suruga Bay and off the Joban coast // Bull. Tokai Reg. Res. Lab. 1967. № 52. P. 13-36.

Kondo K. Ecological studies of life pattern of the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus* (Houttuyn) // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 1969. № 60. P. 29-82.

Lea E. On the Methods used in the Herring investigations // Pabl. de circonstance, Conseil. Perman. Internat. Explor. Mer. 1910. № 53. P. 7-174.

Lee R.M. A reweave of the methods of age and growth determination in fishes by means of scales // Fish. Investig. Ser. 2. 1920. Vol. 4. № 2. P. 1-32.

Lee S. J., Go Y. B. Occurrence and distribution of the eggs and larvae of anchovy, *Engraulis japonicus*, in Jeju Strait, Korea, with descriptions of environmental characteristics // Journal of Oceanography. 2005. Vol. 61. N3. P.603–611.

Leaman B.M., Beamish R.J. Ecological and management implications of longevity in some northeast Pacific ground fishes // International North Pacific Fisheries Commission Bulletin. 1984. Vol. 42. P. 85-97.

Lo N.C.H., Smith P.E., Butler J.L. Population growth of northern anchovy and pacific sardine using stage-specific matrix models // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995. Vol. 127. P. 15-26.

Lough R.G., Pennington M., Bolz G.R., Rosenberg A.A. Age and growth of larval Atlantic herring (*Clupea harengus* L.) in the Gulf of Maine-Georges Bank region based on otolith growth increments // Fish. Bull. US. 1980. Vol. 80. P. 187-199.

MacCall A.D. The consequence of cannibalism in the stock-recruitment relationship of planktivorous pelagic fishes such as Engraulis. In Sharp G. (ed.) Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes., 1980. P. 201-220.

Marshall S.L., Parker S.S. Pattern identification in the microstructure of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) otoliths // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1982. Vol. 39. P. 542-547.

McGurk M.D. Ring deposition in the otoliths of larval Pacific herring, *Clupea harengus pallasi* // Fishery Bulletin. 1984. Vol. 82. P. 113–120.

McPhie R.P, Campana S.E. Bomb dating and age determination of skates (family Rajidae) off the eastern coast of Canada // ICES Journal of Marine Science. 2009. Vol. 66. N 3. P. 546–560.

Martin G.B., Thorrold S.R., Jones C.M. Temperature and salinity effects on strontium incorporation in otoliths of larval spot (*Leiostomus xanthurus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2004. Vol. 61. N 1. P. 34–42.

May R.C. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. In Bluxter J.H.S. (ed.) The early life history of fish. 1974. P. 3-20.

Methot R.D. Spatial covariation of daily growth rates of larval northern anchovy, *Engraulis mordax*, and northern lampfish, *Stenobrachius leucopsarus* // Rapp. P.-v. Reun. Cons. Perm. int. Explor. Mer. 1981. Vol. 178. P. 424-431.

Methot R.D. Seasonal variation in survival of larval *Engraulis mordax* estimated from the age distribution of juveniles // U.S. Natl. Mar. Fish. Serv. Fish. Bull. 1983. Vol. 81. P. 741-750.

Methot R.D. Frame trawl for sampling pelagic juvenile fish // CALCOFI Rep. Vol. 27. 1986. - P. 267-278.

Miller D.J. Studies relating to the validity of the scale method for the age determination of the Northern anchovy (*Engraulis mordax*) // Calif. Fish and game Fish. Bull. 1955. Vol. 101. P. 7-34.

Mina M.V. A note on a problem in the visual quantitative evaluation otolith zone // J. Cons. Int. Explor. Mer. 1968. Vol. 32. № 1. P. 93-97.

Moksness E., Butler J., Radtke R. Estimation of age and growth rate in Norwegian spring-spawned herring (*Clupea harengus*) larvae and juveniles // Sarsia. 1987. Vol. 72. P. 341-342.

Moksness E., Wesperstad V. Age and back-calculating growth rate of pacific herring, *Clupea pallasii*, larvae by reading daily otolith increments // Fish. Bull. US. 1989. Vol. 87. № 3. P. 509-513.

Molander A.R. Observations on the growth of the plaice and on the formation of annual rings in its otoliths // Svenska Hydrogr. Boil. Komiss. Skrift. Biol. Ser. 1947. Vol. 2. № 8. P. 1-11.

Molony B.W., Choat J.H. Otolith increment widths and somatic growth rate: the presence of a time – lag // J. Fish. Biol. 1990. Vol. 37. P. 541-551.

Moreau J. Mathematical and biological expression of growth in fishes: Recent trends and further developments. In Summerfelt R.C., Hall G.E. (ed.) Age and growth of fish. 1987. P. 81-113.

Mori K., Kuroda K., Konishi Y. Monthly egg productions of the Japanese sardine, anchovy and mackerels off the southern coast of Japan by egg censuses: January, 1978 through December, 1986 // Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 1988. D Series 12. 322 p.

Mosegaard H., Svedang H., Taberman K. Uncoupling of somatic and otolith growth rates in Arctic char (*Salvelinus alpinus* L.) as an effect of differences in temperature response // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1988. Vol. 45. P. 1514-1524.

Mugiya Y. Calcification in fish and shell-fish.-IV The differences in nitrogen content between translucent and opaque zones of otolith in some fish // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1965. Vol. 31. № 11. P. 896-901.

Mugiya Y., Watabe N., Yamada J., et al. Diurnal rhythm in otolith formation in the goldfish, *Carassius auratus* // Comp. Biochem. Physiol. 1981. 68A. P. 659-662.

Mugiya Y., Oka H. Biochemical relationship between otolith and somatic growth in the rainbow trout *Oncorhynchus mikiss*: consequence of

starvation resumed feeding, and diet variations // Fish. Bull. 1991. Vol. 89. № 2. P. 239-245.

Mugiya Y., Tanaka S. Incorporation of waterborne strontium into otoliths and its turnover in the goldfish *Carassius auratus*: effects of strontium concentrations, temperature, and 17 beta-estradiol // Fisheries Science. 1995. Vol. 61. P. 29–35.

Nakai Z., Hattori S. Quantitative distribution of eggs and larvae of the Japanese sardine by year, 1949 through 1951 // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 1962. Vol. 9. P. 23-60.

Nakao N. Identification of seasonal anchovy groups in the Ise Bay and resource and ecological characteristics of these groups // Bull. Mie Pref. Fish. Exper. Stn. Isevan Branch. 1979. P. 31-40.

Namiki S., Tanaka H., Katayama S., et al. Validation of daily increment formation in otoliths of immature and adult Japanese anchovy *Engraulis japonicas* // Fisheries Science. 2010. Vol. 76. N 6. P. 951–959.

Neilson J.D., Geen G.H. Otoliths of Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*): Daily Growth Increments and Factors Influencing Their Production // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1982. Vol. 39. N. 10. P. 1340-1347.

Nishimoto M.M., Washburn L., Warner R.R., Love M.S., Paradis G.L. Otolith elemental signatures reflect residency in coastal water masses // Environmental Biology of Fishes. 2010. Vol. 89, N 3. P. 341–356

Nordeng H. On the biology of chon (*Salmo alpinus* L.) in Salangen, North Norway. I. Age and spawning frequency determined from scale and otoliths // Nytt. Mag. Zool. 1961. Vol. 10. P. 67-123.

Odate S. Studies on the larval fish of the Japanese anchovy *Engraulis japonicus* (Houttuin) in the north - eastern sea area of Japan // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 1957. № 9. P. 111-128.

Ogawa N. Mechanisms of migration of anchovy, *Engraulis japonicus*, towards the shore in Goto-Nada and Tachibana-Bay, Western Kyuchu // Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab. 1976. № 48. P. 1-22.

Ogawa Y., Nakahara T. Alternation of dominant species in pelagic fish community- II. Hydrographic nature and its fluctuations in distribution areas for pelagic fish // Bull. Jap. Soc. Fish. Oceanogr. 1979. Vol. 35. P. 1-13.

Oh T.Y., Kim J.I., Seo Y.I. The population genetic structure of the Japanese anchovy (*Engraulis japonicus* Temminck & Schlegel) in the Wext Shouth and East Seas of Korea // Journal of Life Science. 2009. Vol. 19. N. 2. P. 174-178.

Ohshimo S. Spatial distribution and biomass of pelagic fish in the East China Sea in summer, based on acoustic surveys from 1997 to 2001 // Fisheries Science. 2004. Vol. 70. N 3. P. 389-400.

Oozeki Y., Takasuka A., Kubota H., Barange M. Characterizing spawning habitats of Japanese sardine (*Sardinops melanostictus*), Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*), and pacific round herring (*Etrumeus teres*) in the Northwestern Pacific // California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports. 2007. Vol.48. P. 191–203.

Palomera I., Morales-Nin B., Lleonart J. Larval growth of anchovy, *Engraulis encrasicholus*, in the Western Mediterranean Sea // Mar. Biol. 1988. Vol. 99. P. 283-291.

Pannella G. Fish otoliths: daily growth layers and periodic patterns // Science. 1971. № 173. P. 1124-1127.

Pannella G. Otolith growth patterns: an aid in age determination in temperate and tropical fishes. In Bagemal T.B. (ed.) Ageing of fish. Proc. Sympos. Reading. 1974. P.28-39.

Pannella G. Growth patterns in fish sagittae. In: Rhoads,D.C., Lutz, R.A. (Eds.), Skeletal Growth of Aquatic Organisms.Plenum Press, New York. 1980. P. 519-560.

Pawson M. G. Using otolith weight to age fish // J. Fish. Biol. 1990. Vol. 36. P. 521-531.

Pepin P. Using growth histories to estimate larval fish mortality rates // Rapp. p.-v. Peun. Cons. int Explor. Mer. 1989. Vol. 191. P. 324-329.

Pepin P. Effect of temperature and size on development, mortality and survival rates of the pelagic life history stages of marine fish // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. Vol. 48. P. 503-518.

Phillips J. Comparison of calculated fish lengths based on scale from different body areas of the sardine, *Sardinops caerulea* // Copeia. 1948. № 2. P. 99-105.

Radtke R.L., Dean J.M. Increment formation in the otoliths of embryos, larvae, and juveniles of the mummichog, (*Fundulus heteroclitus*) // US National Marine Fisheries Service Fishery Bulletin. 1982. Vol. 80. P. 201–215.

Radtke R.L., Hourigan T.F. Age and growth of the Antarctic fish *Nototheniops mudifrons* // Fish. Bull. US. 1990. Vol. 88. P. 557-571.

Reznick D., Lindbeck E., Bryga H. Slower growth results in larger otoliths: an experimental test with guppies (*Poecilia reticulata*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1989. Vol. 46. P. 108-112.

Reinsch H.H. Unterschiede in den Tahresringen zwishen reshen und linken Otolithen einiger Köhler *Pollachius virens* (L.) // Ber. Dtsch. Wiss. Kommiss. Meeresfersch. 1968. Vol. 19. № 4. P. 291-294.

Rě P. Daily growth increments in the sagitta of pilchard larvae *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) (Pisces: Clupeidae) // Cybium. 1984. Vol. 7. № 3. P. 9-15.

Rice J.A., Miller T.J., Pose K.A., et al. Growth rate variation and larval survival: inferences from an individual-based size dependent predation model // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. Vol. 50. P. 133-142.

Ricker W.E. Growth rates and models. In Hoar W.S., Randall D.J., Brett J.R. (ed.) Fish Physiology VIII., New York. - Academic Press. 1978. P. 677-743.

Rooker J.R., Secor D.H., Zdanowicz V.S., et al. Identification of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) stocks from putative nurseries using otolith chemistry //Fish. Oceanogr. 2003. Vol. 12. N 2. P. 75 – 84.

Savinykh V.F., Davidova S.V., Naydenko S.V., Baytaluk A.A., Khen G.V., Zuev M.A., Shevtsov G. A. Shelekhov V.A. Latitudinal changes of

plankton and nekton biomasses in the western transition zone // XII Annual meeting, PICES PRESS, Seoul, October 10-18. 2003. P. 81.

Secor D. H., Rooker J. R. Is otolith stroncium a useful scalar of life cycles in estuarine fishes?// Fish. Res. 2000. Vol. 46. P. 359-371.

Secor D.H., Rooker J. R., Zlokovitz E., Zdanowicz V. S. Identification of riverine, estuarine, and coastal contingents of Hudson River striped bass based upon otolith elemental fingerprints // Marine Ecology Progress Series. 2001. Vol. 211. P. 245–253.

Secor D.H., Henderson-Arzapalo A., Piccoli P.M. Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1995. Vol. 192. N.1. P. 15-33.

Severin K.P., Carroll J., Norcross B.L. Electron microprobe analyses of juvenile walleye pollock, *Theragra chalcogramma*, otoliths from Alaska: a pilot stock separation study // Environ. Biol. Fishes. 1995. Vol. 43. N 3. P. 269–283.

Shelekhov V.A., Davidova S.V. Dynamics of the spawning and feature of distribution of the eggs and larva of the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, in the summer period in the northwestern part of Great Peter Bay (Primorie coast) // ECES, 14-15 October, Pusan, 1997. P. 51-52.

Shimamura T. Questionnaire concerning fishing conditions in Sanin and south-west coastal waters of Kyushu // Bull. Seikai. Reg. Fish. Res. Lab. 1969. № 37. 194 p.

Simard A., Magnin E. Methode de determination de L'age et croissance du Touladi, *Salvelinus namaycush* Walbaum, du lac L'assomption et du lac Tremblant, Quebec // Natur. Can. 1972. Vol. 99. № 6. P. 561-578.

Simkiss K. Calcium metabolism of fish in relation to ageing. In Bagenal T.B. (ed.) Ageing of fish. 1974. P. 1-12.

Smith P.E., Santander H., Alheit J. Comparison of the mortality rate of Pacific sardine, *Sardinops sagax*, and Peruvian anchovy, *Engraulis ringens*, egg off Peru // Fish. Bull. US. 1989. Vol. 87. № 3. P. 497-508.

Sogard S.M. Interpretation of otolith microstructure in juvenile winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*): ontogenetic development, daily increment validation, and somatic growth relationships // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. Vol. 48. P. 1862-1871.

Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry, The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. Folkestone: W. H. Freeman and Company Ltd. 1969. 776 p.

Son Y.H. Биологическая характеристика японского анчоуса, *Engraulis japonicus*, мигрирующего у северного побережья Восточно-Корейского залива // Чосон минчучуи инмин конховагук квахаквон тхонбо. 1971. - № 4. Р. 23-25. (перевод).

Spratt J.D. The use of otoliths to separate groups of northern anchovies // Calif. Dep. Fish Game Mar. Tech. Rep. 1972. № 1. 25 p.

Stevenson D.K, Campana S.E. (ed.) Otolith microstructure examination and analysis // Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1992. Vol. 117. 126 p.

Suhara M., Mori Y., Mihata Y., et al. Comparison of reproductive traits of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* among sea areas around Japan // Nipon Suisan Gakkauchi. 2013. Vol. 79. N 5. P. 813–822.

Suzuki K., Tanaka K. Studies on the variation of vertebral counts in the postlarval and young anchovies, *Engraulis japonicus* (Houttuyn) in Ise Bay and its adjacent waters // Fac. Fish. Mie. Univ. 1979. P. 73-108.

Takao K. Anchovy ecology in the Seto Inland Sea // Bull. Naikai Reg. Fish. Res. Lab. 1964. Vol. 2. P. 1-50.

Takao K., Kishida T., Ueda K. Number of eggs of Japanese anchovy produced per female per year estimated by rearing experiment // Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab. 1983. № 15. P. 1-11.

Takahashi M., Watanabe Y., Kinoshita T., Watanabe C. Growth of larval and early juvenile Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, in the Kuroshio-Oyashio transition region // Fisheries Oceanography. 2000. Vol. 10. N 2. P. 235–247.

Takahashi M., Watanabe Y. Growth rate-dependent recruitment of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in the Kuroshio - Oyashio transitional waters // Marine Ecology Progress Series. 2004. Vol. 266. P. 227–238.

Takasuka A., Aoki I. Environmental determinants of growth rates for larval Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in different waters // Fisheries Oceanography. 2006. Vol. 15. N 2. P. 139–149.

Takeshige A., Miyake Y., Nakata H., Kitagawa T., Kimura, S. Effect of wind stress on the catch of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* off northwestern Kyushu, Japan // Fisheries Science. 2013. Vol. 79. № 6. P. 989–998.

Takeshita K., Tsukahara H. Studies on the race characters of the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus* (Houttuyn) // Mag. Fac. Agr. Kyushu Univ. 1971. Vol. 25. P. 201-232.

Tamura O. Studies on the Japanese anchovy // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1958. Vol. 23, № 9. P. 529-533.

Tanaka S Body length distribution of the Japanese anchovy Engraulis japonica (Hoouttuyn) in Ise Bay, Mikawa Bay, Enshu-nada-I. Body length in 1951 and 1952 // Bull Tokai Reg Fish Res Lab. 1956. Vol. 13. P. 35–50.

Tanaka H., Takasuka A., Aoki I., Ohshimo S. Geographical variations in the trophic ecology of Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, inferred from carbon and nitrogen stable isotope ratios // Mar. Biol. 2008. Vol. 154, P. 557–568.

Taubert B.D., Coble D.W. Daily rings in otoliths of three species of Lepomis and *Tilapia mossambica* // J. Fish. Res. Board Can. 1977. Vol. 34. P. 332-340.

Taubert B.D., Tranquilli J.A. Verification of the formation of annuli in otoliths of largemouth bass // Transactions of the American Fisheries Society. 1982. Vol. 111. P. 531-534.

Theilacker G.H. Euphausiid predation on larval anchovy at contrasting sites off California determined with an ELISPOT immunoassay. In Yentsch

C.M., Mague F.C., Horan P.K. (ed.) Immunochemical approaches to coastal, estuarine and oceanographic questions. Springer. 1988. P. 304-311.

Thorrold S.R., Jones C.M., Swart P.M., Targett T.E. Accurate classification of juvenile weakfish *Cynoscion regalis* to estuarine nursery areas based on chemical signatures in otoliths // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1998. Vol. 173. P. 253–265.

Templeman W., Squires H.J. Relationship of otolith lengths and weights in the haddock *Melanogrammus aeglefinus* (L.) to the rate of growth of the fish // J. Fish. Res. Bed. Canada. 1956. Vol. 13. - P. 467-487.

Theilacker G.H., Lasker R. Laboratory studies of predation by euphausiid shrimps on fish larvae. In Lasker R. (ed.) The early Life of fishes. 1974. P. 287-299, Spring-Vertage.

Trueman C. N., MacKenzie K. M., Palmer M. R. Identifying migrations in marine fishes through stable-isotope analysis // Journal of Fish Biology. 2012. Vol. 81, P. 826–847

Tsuji S., Aoyama T. Daily growth increments in otolith of Japanese anchovy larvae *Engraulis japonicas* // Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1984. Vol. 50, № 7. P. 1105-1108.

Tsuruta Y., Hirose K. Internal regulation in the Japanese anchovy (*Engraulis japonicus*) as related to population fluctuation. In Beamish R.J. and McFarlane G.A. (ed.) Effects of ocean variability on recruitment and an evaluation of parameters used in stock assessment models // Can. Publ. Fish. Aquat. Sci. 1989. Vol. 108. P. 111-119.

Tu C.Y., Tseng Y.H., Chiu T.S., et al. Using coupled fish behavior-hydrodynamic model to investigate spawning migration of Japanese anchovy, *Engraulis japonicus*, from the East China Sea to Taiwan // Fish. Ocean. 2012. Vol. 21. N 4. P. 255–268.

Uda M. On the relations between the variations of the important fisheries conditions and oceanographical conditions in the adjacent waters of Japan // Imp. Jap. Tokio Univ. Fish. 1952. Vol.38. P. 363-389.

Usami S., Sugiyama H. Fecundity of the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus* (Houttuin) I. Process of maturity and number of ova discharged in a season based on ovum diameter frequency of the anchovy in Mutsu Bay // Bull. Tokai. Reg. Fish. Res. Lab. 1962. № 34. P. 19-35.

Wan R., Bian X. Size variability and natural mortality dynamics of anchovy *Engraulis japonicus* eggs under high fishing pressure // Marine Ecology Progress Series, 2012. N 465. P.243–251.

Wang S.B., Houde E.D. Distribution, relative abundance biomass and production of bay anchovy *Anchoa mitchilli* in the Chesapeake Bay // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995. Vol. 121. P. 27-38.

Wang Y., Liu Q., Ma Y. Uncertainties in stock assessment and the precautionary management suggestions for the anchovy (*Engraulis japonicus*) stock in the Yellow Sea // Journal of Ocean University of China. 2007. Vol. 6. N 3. P. 268–274.

Watanabe K. Growth of the anchovy in the Japan sea // Japan sea Reg. Fish. Res. Lab. Ann. Rep. 1958. № 4. P.147-152.

Watanabe Y., Kuji Y. Verification of daily growth increment formation in saury otoliths by rearing larvae from hatching // Jap. J. Ichthyol. 1991. Vol. 38. №. 1. P. 11-15.

Watanabe Y., Builer J.L., Mori T. Growth of Pacific saury, *Cololabis saira*, in the Northeastern and North-western Pacific // Ocean. Fish. Bull. 1988. Vol.86. № 3. P. 489-498.

Wilson C.A., Dean J.M., Prince E.D., Lee D.W. An examination of sexual dimorphism in Atlantic and Pacific blue marlin using body weight, sagittae weight, and age estimates // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1991. Vol. 151. P. 209-225.

Wright P.J., Metcalfe N.V., Thorpe J.E. Otolith and somatic growth rates in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L.,: evidence against coupling // J. Fish. Biol. 1990. Vol. 36. P. 241-249.

Yamaguchi M. Estimating growth parameters for growth rate data // Oecologia. 1975. Vol. 20. P. 321-332.

Yamashita S. On the relation of the foods and the shape of the intestines of sardine, jack mackerel, mackerel and their kindred species found in the west coast of Kyushu // Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab. 1957. № 11. P. 45-57.

Yang J., Arai T., Liu H., et al. Reconstructing habitat use of *Coilia mystus* and *Coilia ectenes* of the Yangtze River estuary, and of *Coilia ectenes* of Taihu Lake, based on otolith strontium and calcium // J. Fish. Biol. 2006. Vol. 69. P. 1120–1135.

Yokota T. On survival rate of fry of iwashi fishes // Rept. Nakai. Reg. Fish. Res. Lab. 1957. № 5. P. 17-18.

Yokota T., Asami T. Progress report on the results of coordinated research on the iwashi resources, 1953 // Nankai. Reg. Fish. Res. Lab. 1956. 117 p.

Yokota T., Furukawa I. Studies on the stocks of the clupeoid fishes in Hyuganada. III. Note on the variation of the number of vertebrae and monthly growth rate of the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus* (Temminck et Schlegel) // Jap. Soc.Sci.Fish.,Bull. 1952. № 17(7-8). P. 60-64.

Young S.S., Chiu T.S. Ovarian maturation of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* (Temminck et Schlegel) from Ilan Bay northeastern Taiwan // Zool. Stud. 1994. № 33. P. 302-309.

Yu Z.N., Kon X.Y., Guo T H., et al. Mitochondrial DNA sequence variation of Japanese anchovy *Engraulis japonicus* from the Yellow Sea and East China Sea // Fisheries Science. 2005.-Vol. 71. P. 299–307.

Zenitani H., Ishida M., Konishi Y., et al. Distributions of eggs and larvae of Japanese sardine, Japanese anchovy, Mackerels, Round herring, Japanese horse mackerel, and Japanese common squid in the waters around Japan, 1991 through 1993 // National Research Institute, Fisheries Agency Resources Management Research Report. Series A-1. 1995. 368 p.

Zenitani H., Kimura R. Elemental analysis of otoliths of Japanese anchovy: Trial to discriminate between Seto Inland Sea and Pacific stock // Fisheries Science. 2007. Vol. 73. N 1. P. 1–8.

Zenitani H., Kono N. Daily growth rate model of Japanese anchovy larvae *Engraulis japonicus* in Hiuchi-nada Sea, central Seto Inland Sea // Fisheries Science. 2012. Vol. 78. N 5. P.1001–1011.

Zhang Z., Runham N.W. Initial development of *Oreochromis niloticus* (Teleostei, Cichlidae) otolith // J. Zool. 1992. Vol. 227. № 3. P. 465-478.

Zhang F., Cai W., Sun Z., Zhang J. Regular variations in organic matrix composition of small yellow croaker (*Pseudociaena polyactis*) otoliths: An in situ Raman microspectroscopy and mapping study // Analytical and Bioanalytical Chemistry. 2008. Vol. 390. N 2. P. 777–782.

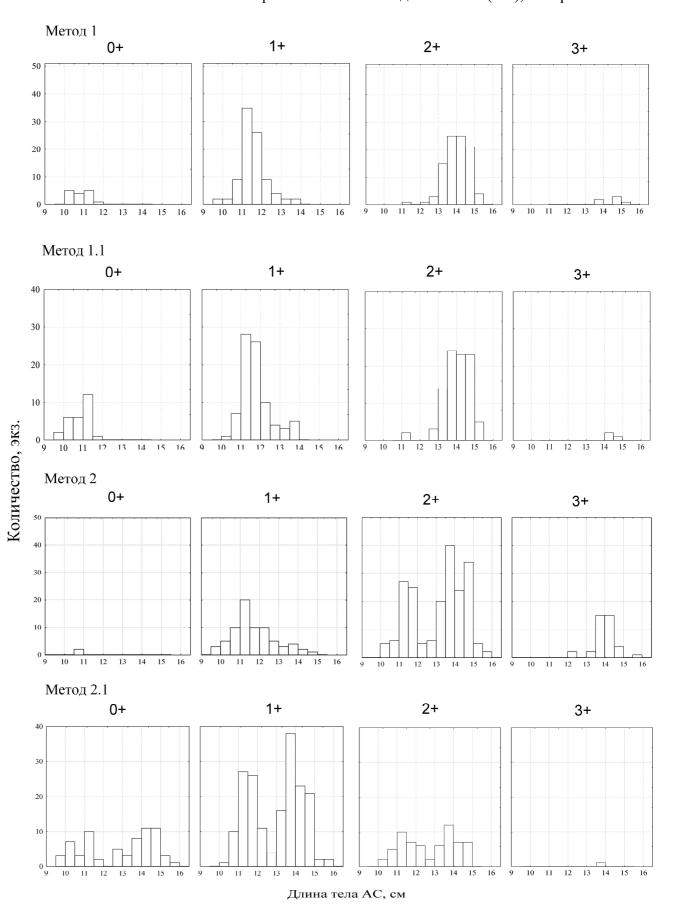
Zhao X., Hamre J., Li F., et al. Recruitment, sustainable yield and possible ecological consequences of the sharp decline of the anchovy (*Engraulis japonicus*) stock in the Yellow Sea in the 1990s // Fish. Oceanogr. 2003. Vol. 12. N 4. P. 495-501.

Zimmerman C.E. Relationship of otolith strontium-to-calcium ratios and salinity: experimental validation for juvenile salmonids // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2005. Vol. 62. P. 88-97.

Zimmerman C., Reeves G. Population structure of sympatric anadromous and nonanadromous *Oncorhynchus mykiss*: evidence from spawning surveys and otolith microchemistry // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2000. Vol. 57. P. 2152-2162.

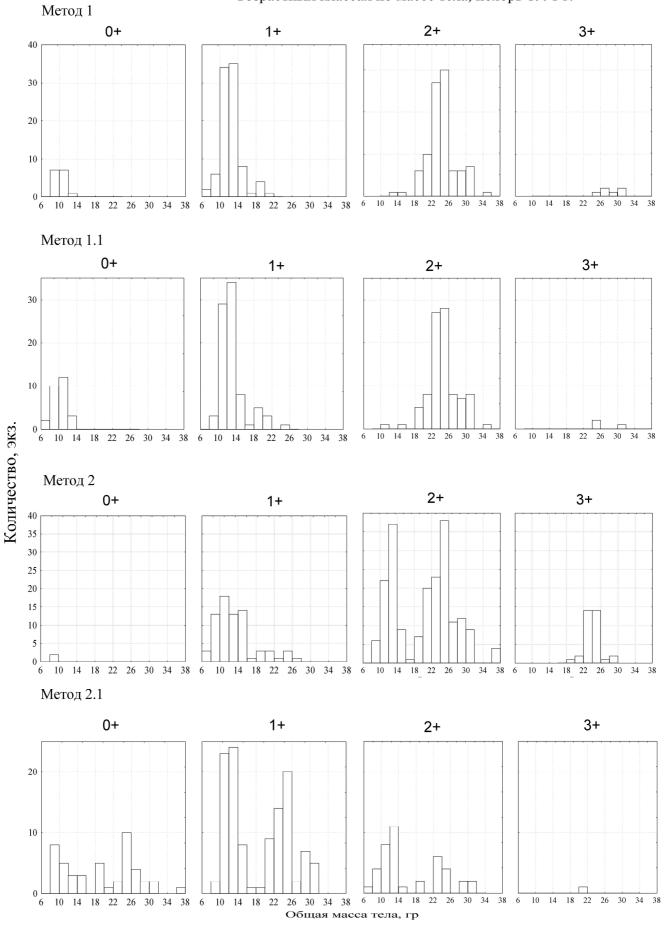
Zweifel J.R., Lasker R. Prehatch and posthatch growth of fishes - a general model // Fish. Bull. US. 1976. Vol. 74. N 3. P. 609-621.

Распеределение особей в выделяемых различными методами возрастных классах по длинне тела (АС), ноябрь 1991 г.



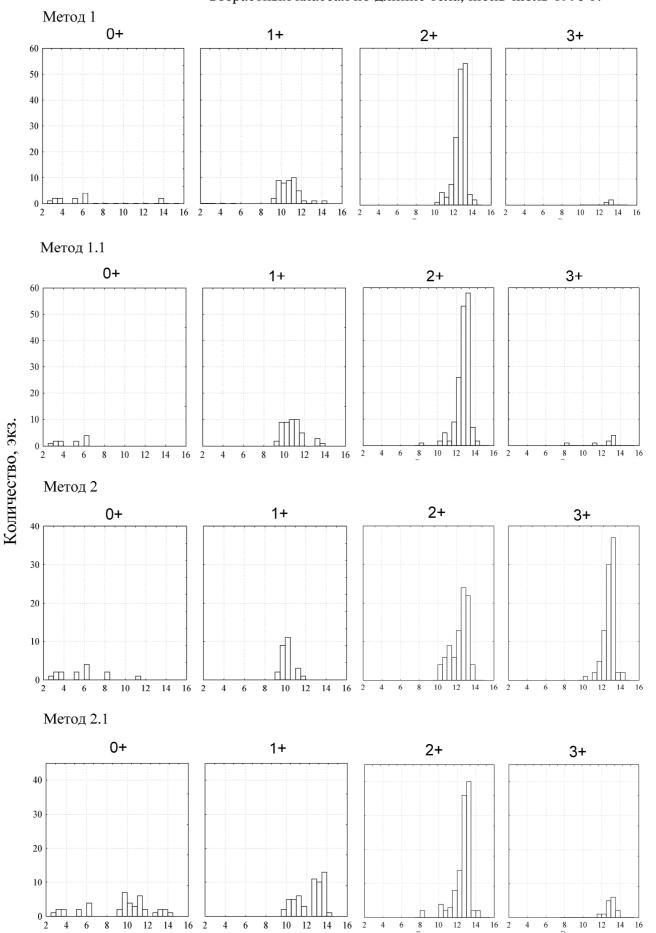
Приложение 1.2

Распеределение особей в выделяемых различными методами возрастных классах по массе тела, ноябрь 1991 г.



Приложение 1.3

Распеределение особей в выделяемых различными методами возрастных классах по длинне тела, июнь-июль 1995 г.



Длина тела АС, см

Приложение 1.4 Распеределение особей в выделяемых различными методами возрастных классах по массе тела, июнь-июль 1995 г.

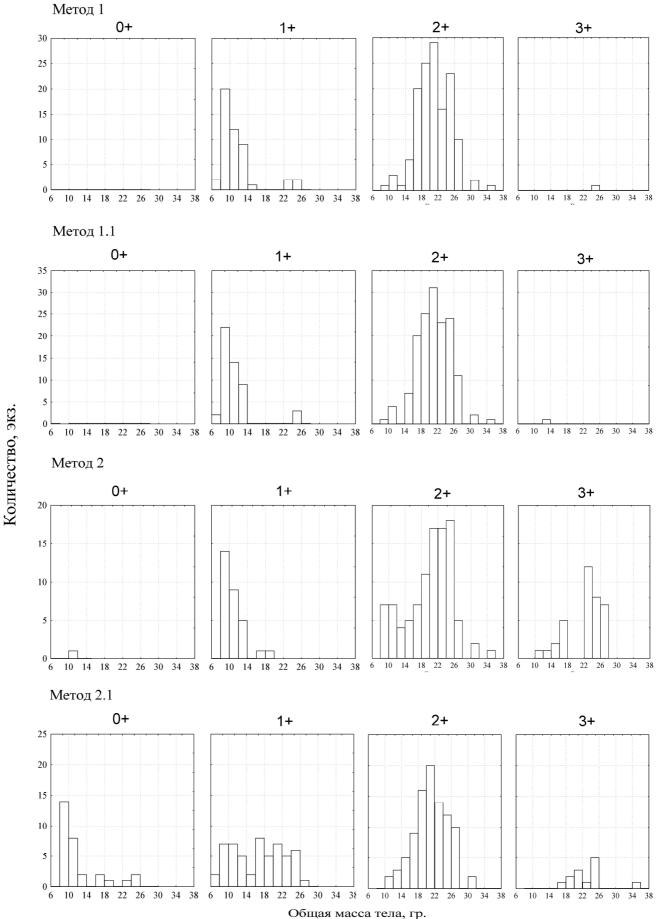


Таблица 1 Результаты сравнения определения возраста разными методами с помощью знакового теста для данных 1991, Тихий океан, N=204

Пары методов*	Число не	Результаты знакового теста			
	совпавших определений	Процент v <v< td=""><td>Z</td><td>p-level</td></v<>	Z	p-level	
метод1А1 - 1А2	22	36,364	1,066	0,286	
метод1А1 - 1.1А1	29	17,241	3,343	0,001	
метод1А1 - 1.1А2	33	39,394	1,044	0,296	
метод1А1 - 2	100	87,000	7,300	0,000	
метод1А1 - 1.1А1	128	24,219	5,745	0,000	
метод1А2 - 1.1А1	21	19,048	2,617	0,009	
метод1А2 - 1.1А2	27	48,148	0,000	1,000	
метод1А2 - 2	98	90,816	7,980	0,000	
метод1А2 - 2.1	133	24,812	5,723	0,000	
метод1.1А1 - 2.2	14	92,857	2,939	0,003	
метод1.1А1 - 2	100	93,000	8,500	0,000	
метод1.1А1 - 2.1	132	28,030	4,961	0,000	
метод1.1А2 - 2	111	83,784	7,024	0,000	
метод1.1А2 - 2.1	135	27,407	5,164	0,000	
метод2 - 2.1	150	7,333	10,369	0,000	

Таблица 2 Результаты сравнения определения возраств разными методами с помощью знакового теста для данных 1995, Тихий океан, N=176

Пары методов*	Число не	Результаты знакового теста			
	совпавших определений	Процент v <v< td=""><td>Z</td><td>p-level</td></v<>	Z	p-level	
метод1 - 1.1А1	9	88,889	2,000	0,046	
метод1 - 1.1А2	8	87,500	1,768	0,077	
метод1 - 2А1	111	95,495	9,491	0,000	
метод1 - 2А2	79	97,468	8,326	0,000	
метод1 - 1.1А1	87	20,689	5,361	0,000	
метод1.1А1 - 1.1А2	1				
метод1.1А1 - 2А1	116	91,379	8,821	0,000	
метод1.1А1 - 2А2	82	96,341	8,282	0,000	
метод1.1А1 - 2.1	92	18,478	5,943	0,000	
метод1.1А2 - 2А1	117	91,453	8,875	0,000	
метод1.1А2 - 2А2	83	96,386	8,342	0,000	
метод1.1А2 - 2.1	91	18,681	5,870	0,000	
метод2А1 - 2А2	76	46,053	0,574	0,566	
метод2А1 - 2.1	139	5,036	10,518	0,000	
метод2А2- 42.1	112	2,679	9,922	0,000	

Таблица 3 Результаты сравнения определения возраств разными методами с помощью знакового теста для данных 1996, зал. Петра Великого, N=85

Пары методов*	Число не	Результаты знакового теста			
	совпавших определений	Процент v < V	Z	p-level	
метод1 - 2	19	36,842	0,918	0,359	
метод1 -3	31	12,903	3,951	0,000	
метод2 - 3	26	7,692	4,118	0,000	

Таблица 4 Результаты сравнения определения возраств разными методами с помощью знакового теста для данных 1997, Тихий океан, N=60

Пары методов	Число не	Результаты знакового теста		
	совпавших	Процент	Z	p-level
	определений	v <v< td=""><td></td><td></td></v<>		
метод1 - 1.1А1	11	54,545	0,000	1,000
метод1 - 1.1А2	15	66,667	1,033	0,302
метод1 – 2.1А1	36	25,000	2,833	0,005
метод1 – 2.1А2	33	33,333	1,741	0,082
метод1.1А1 – 1.1А2	9	66,667	0,667	0,505
метод1.1А1 – 2.1А1	29	17,241	3,343	0,001
метод1.1А1 - 2.1А2	32	31,250	1,945	0,052
метод1.1А2- 2.1А1	29	13,793	3,714	0,000
метод1.1А2- 2.1А2	29	27,586	2,228	0,026
метод 2.1А1- 2.1А2	32	56,250	0,530	0,596

Таблица 5 Результаты сравнения определения возраств разными методами с помощью знакового теста для данных 1997, зал. Петра Великого, N=37

Пары методов*	Число не	Результаты знакового теста			
Тиры шегодов	совпавших	Процент	p-level		
	определений	v < V		p level	
метод1 – 2.1	21	95,238	3,928	0,000	
метод1 - 3	14	35,714	0,802	0,423	
метод2.1 - 3	21	4,762	3,928	0,000	

Таблица 6 Результаты сравнения определения возраств разными методами с помощью знакового теста для данных 1997, б. Киевка, N=70

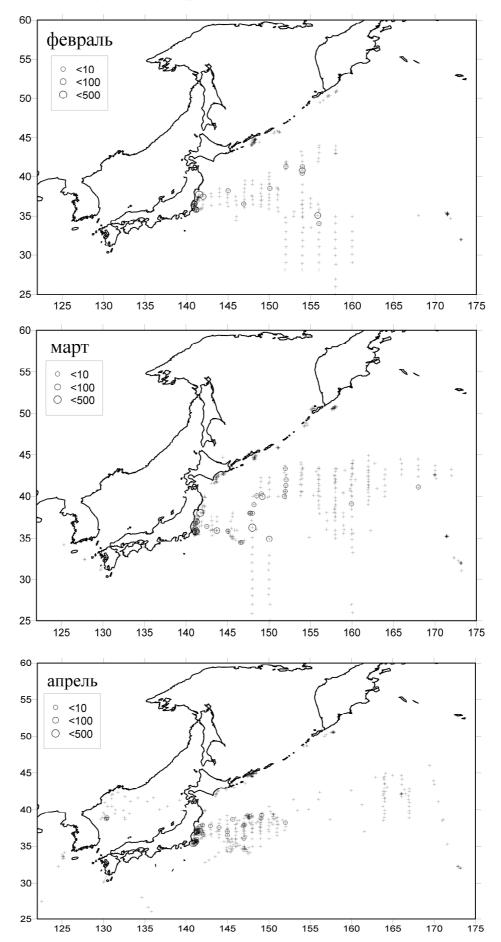
Пары методов*	Число не	Результаты знакового теста			
	совпавших	Процент	Z	p-level	
	определений	v < V			
метод3А1 - 3А2	37	40,544	0,986	0,324	
метод3А1 - 3Б1	31	74,193	2,514	0,012	
метод3А1 - 3Б2	70	84,286	5,618	0,000	
метод3А1 - 3.1А1	25	60,000	0,800	0,424	
метод3А1 - 3.1Б1	36	52,778	0,167	0,868	
метод3А2 – 3Б1	37	78,378	3,288	0,001	
метод3А2 – 3Б2	70	84,286	5,618	0,000	
метод3А2 – 3.1А1	35	68,571	2,028	0,043	
метод3А2 -3.1Б1	40	57,500	0,791	0,429	
метод3Б1 – 3б2	70	77,143	4,422	0,000	
метод3Б1 – 3.1А1	32	31,250	1,945	0,052	
метод3Б1 -3.1Б1	38	31,579	2,109	0,035	
метод3Б2 – 3.1А1	70	17,143	5,379	0,000	
метод3Б2 -3.1Б2	70	15,714	5,618	0,000	
метод3.1А1 -3.1Б1	38	44,737	0,487	0,626	

^{*} - в обозначении первая цифра – метод или его модификация, буква (A, $\overline{\text{b}}$)

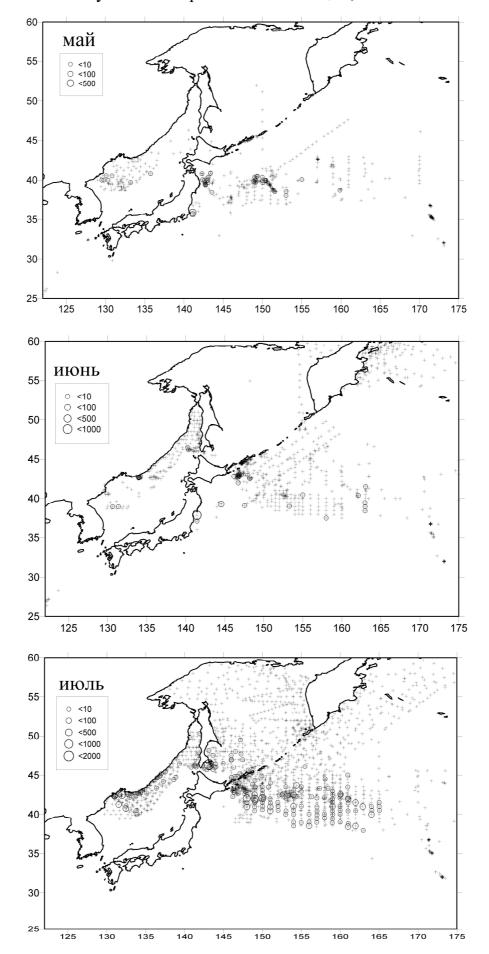
[–] оператор, последняя цифра –повторность определения

Приложение 3.1

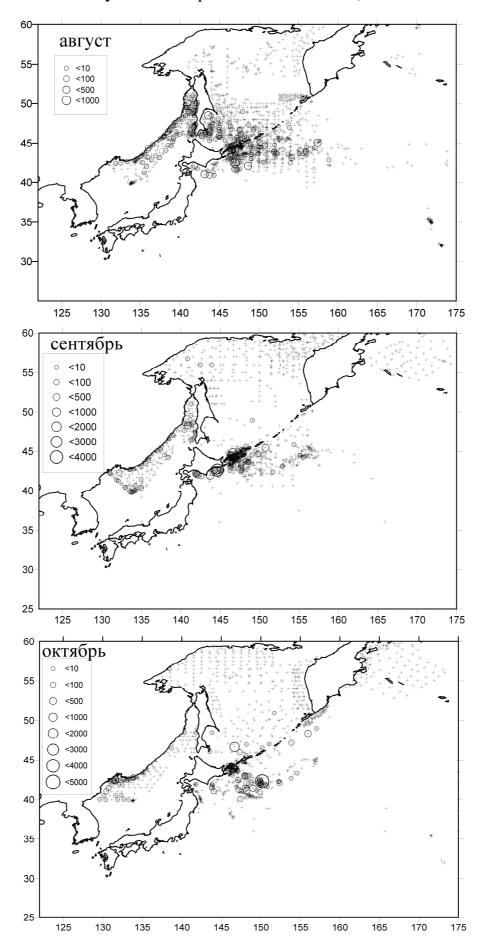
Уловы анчоуса на час траления по месяцам, шт. 1978-2004 гг.



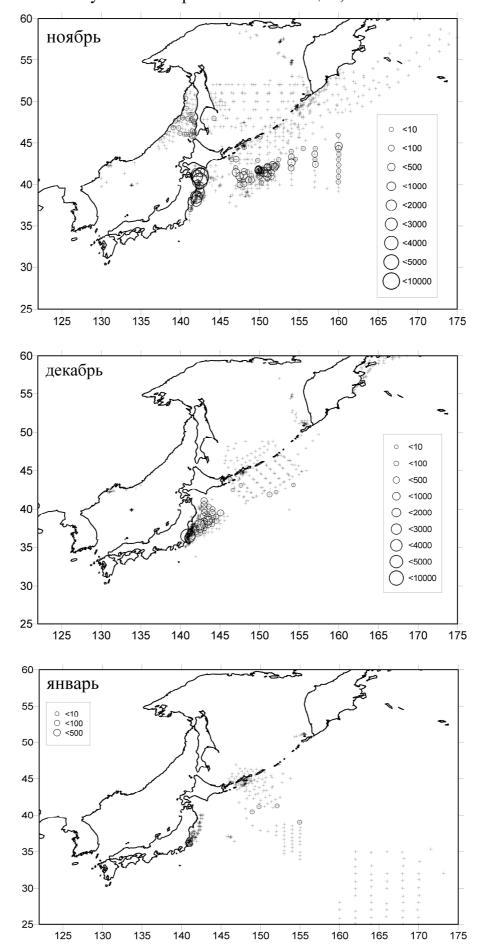
Уловы анчоуса на час траления по месяцам, шт. 1978-2004 гг.



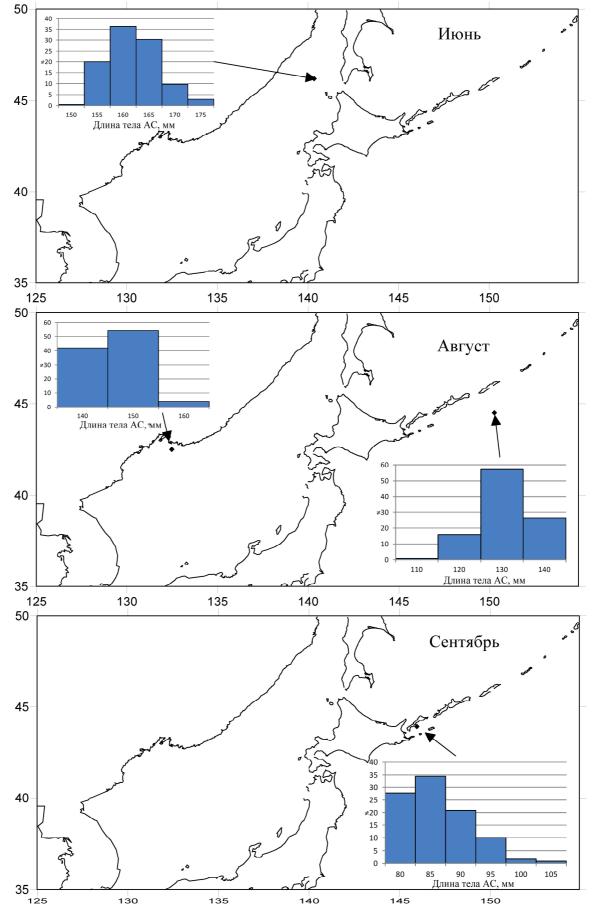
Уловы анчоуса на час траления по месяцам, шт. 1978-2004 гг.



Приложение 3.4 Уловы анчоуса на час траления по месяцам, шт. 1978-2004 гг.

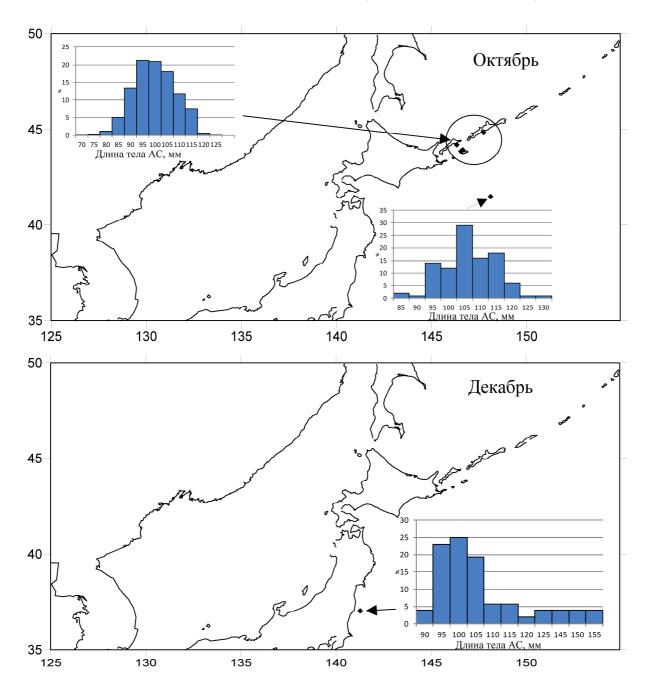


Приложение 4.1 Размерный состав японского анчоуса в годы низкой численности (данные 1980-1988 гг.)

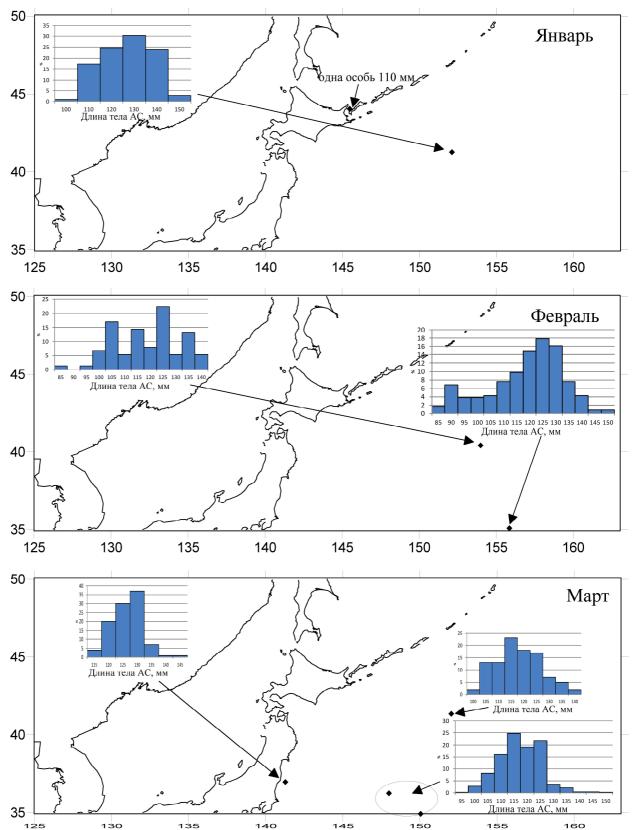


Приложение 4.2

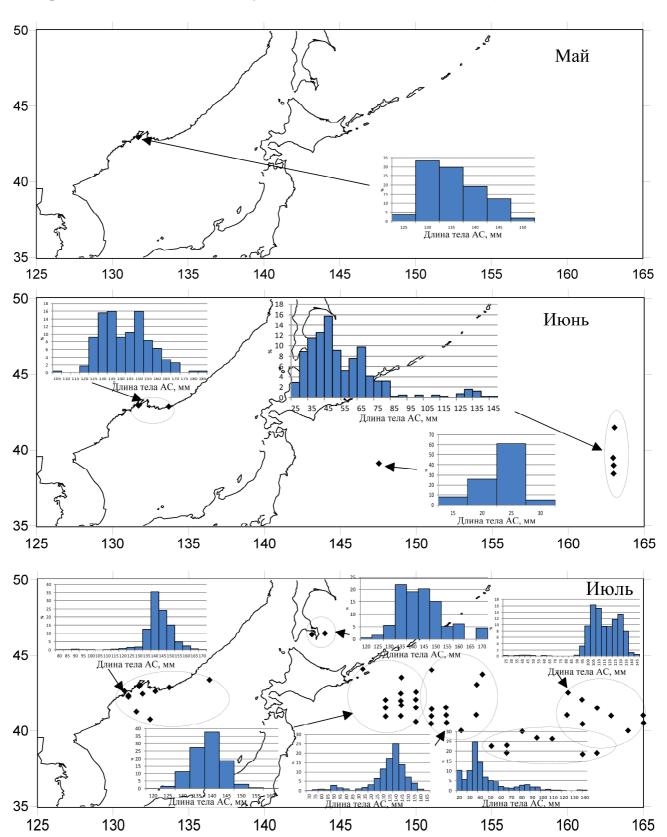
Размерный составтраловых уловов японского анчоуса в годы низкой численности (данные 1980-1988 гг.)



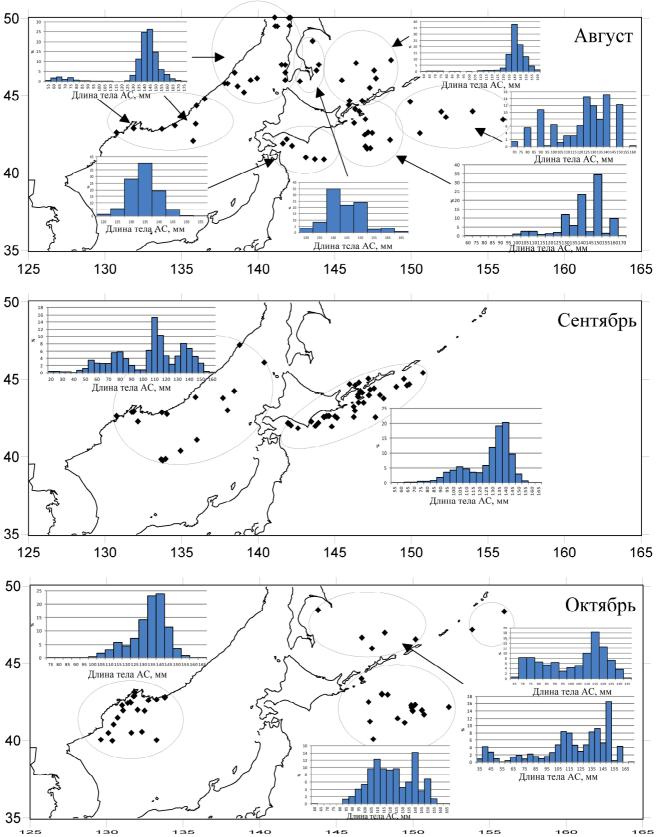
Приложение 4.3 Размерный состав японского анчоуса в годы высокай численности (данные 1989-2004 гг.)



Приложение 4.4 Размерный состав японского анчоуса в годы высокай численности (данные 1989-2004 гг.)



Приложение 4.5 Размерный состав японского анчоуса в годы высокай численности (данные 1989-2004 гг.)



Приложение 4.6 Размерный состав японского анчоуса в годы высокай численности (данные 1989-2004 гг.)

