

УДК 597.555.5.574.52(265.54)

ДИНАМИКА СРОКОВ МАССОВОГО НЕРЕСТА ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ НАВАГИ *ELEGINUS GRACILIS* (GADIDAE) В АМУРСКОМ ЗАЛИВЕ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2025 г. Ю. И. Зуенко^{1, *}, Л. А. Черноиванова¹

¹Тихоокеанский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии — ТИНРО, Владивосток, Россия

*E-mail: zuenko_yury@hotmail.com

Поступила в редакцию 02.02.2024 г.

После доработки 15.02.2024 г.

Принята к публикации 19.02.2024 г.

По данным многолетнего мониторинга зрелости половых продуктов наваги *Eleginus gracilis* во время её подлёдного нереста в Амурском заливе Японского моря определены сроки начала и окончания массового нереста и их межгодовая изменчивость. Выявлена тенденция к смещению нереста на более ранние сроки и несколько сдвигов в этом процессе, связанные с изменениями условий среды, в частности, с климатическими переменами к потеплению в Японском море в 1988–1989 гг. Установлено, что сроки нереста наваги зависят от условий летне-осеннего нагула и созревания рыб в предшествующие сезоны: чем теплее, тем раньше нерестится навага. В результате период массового нереста вида в районе исследований, который в 1970-е годы начинался в среднем 25 декабря и заканчивался 12 января, к 2021–2023 гг. сдвинулся на 18–30 декабря. При этом в отдельные годы наблюдалась внутрисезонная неравномерность нереста наваги в виде нескольких “волн” подходов производителей на нерестилища. Ранний подход предположительно характерен для младшевозрастных особей, которые нагуливаются в прибрежной зоне, в то время как навага старших возрастов подходит позже, вследствие нагула на больших глубинах и при более низких температурах.

Ключевые слова: навага *Eleginus gracilis*, сроки нереста, условия нагула, изменение климата, Амурский залив, Японское море.

DOI: 10.31857/S0042875225010058, **EDN:** COCZSI

Дальневосточная навага *Eleginus gracilis* (Tilesius, 1810) — массовый арктобореальный элиторальный вид семейства тресковых (Gadidae), распространённый в прибрежных водах Северной Пацифики, почти повсеместно, от Приморья до Аляски. Важная биологическая особенность наваги — зимний нерест, что позволяет её потомству в раннем онтогенезе использовать пищевые ресурсы планктона в период его наибольшего обилия — весной и ранним летом. Вероятно, эта особенность позволяет виду успешно воспроизводиться в условиях современного изменения климата в сторону потепления, при котором биопродуктивность субарктических вод Японского моря снижается. Это

сказывается неблагоприятно на состоянии популяций ранее доминировавшего в экосистеме вида-планктофага — минтая (Зуенко, Нуждин, 2020; Кровнин и др., 2022). Напротив, биомасса наваги в большинстве локальных популяций растёт по мере уменьшения суровости зим, что объясняют улучшением условий нереста (Новикова и др., 2023). Исключением является наиболее южная популяция наваги, воспроизводящаяся в зал. Петра Великого Японского моря. В акватории Амурского залива, который зимой покрывается припайным льдом, расположено одно из основных нерестилищ этой популяции (рис. 1). В нерестовый период здесь сосредоточено 60–80% её запаса, на чём базируется зим-

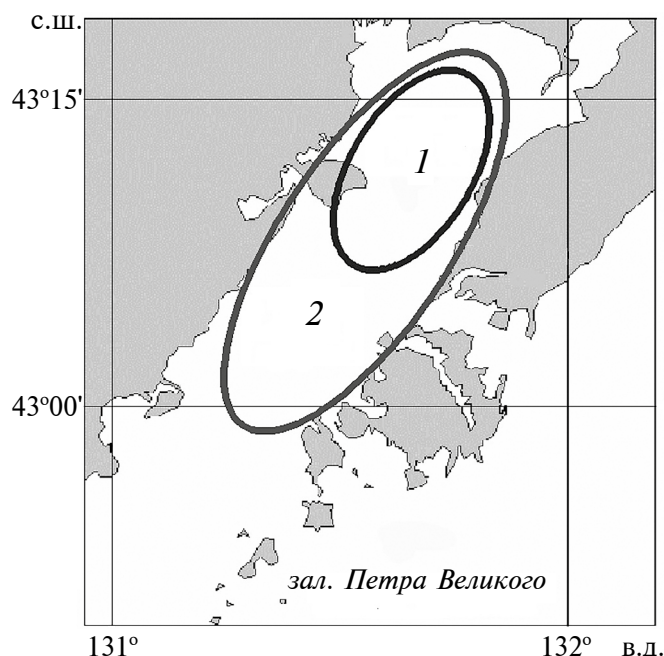


Рис. 1. Схема расположения основного района нереста (1) наваги *Eleginus gracilis* и района нагула её личинок (2) в Амурском заливе Японского моря.

ний промысел вида пассивными орудиями лова (Вдовин, 1996). В XX веке наибольшие уловы наваги наблюдали здесь в 1940–1950-х и в начале 1980-х гг. (Гаврилов, 1998; Черноиванова, 2000). После “режимного сдвига” климата Японского моря в конце 1980-х гг. в сторону потепления (Хен и др., 2020) запас популяции резко снизился, и она остаётся в депрессии до сих пор (рис. 2). Складывается впечатление, что после

климатического сдвига условия среды в районе нерестилища стали в целом неблагоприятны для воспроизводства наваги.

Широко известная концепция Кушинга (1979) о влиянии изменений сезонной ритмики в природных процессах на успешность воспроизводства рыб (гипотеза “совпадения—несовпадения”) в применении к динамике воспроизводства наваги в Амурском заливе показала, что такая зависимость существует (Зуенко и др., 2010). В 1990–2000-е гг. временной интервал между сроками массового нереста (в декабре—январе) и массового развития зоопланктона ранних стадий (обычно в апреле) стал отличаться от оптимальной величины, соответствующей продолжительности развития икры наваги из-за наметившегося сдвига сроков нереста на более ранние даты. В те годы такой сдвиг был ещё небольшим, но процесс потепления Японского моря после некоторого замедления в начале 2000-х гг. вновь продолжился. По нашим наблюдениям, продолжилась и тенденция смещения сроков нереста наваги — теперь всё чаще массовый нерест в Амурском заливе не только начинается, но и заканчивается уже в декабре. Длительность периода потепления превысила 30 лет, такой срок в климатологии считается формальным порогом для изучения происходящих изменений, как процесса климатического масштаба. Поэтому возникли возможность и необходимость рассмотреть динамику сроков массового нереста наваги в Амурском заливе в период после климатического сдвига конца 1980-х гг.,

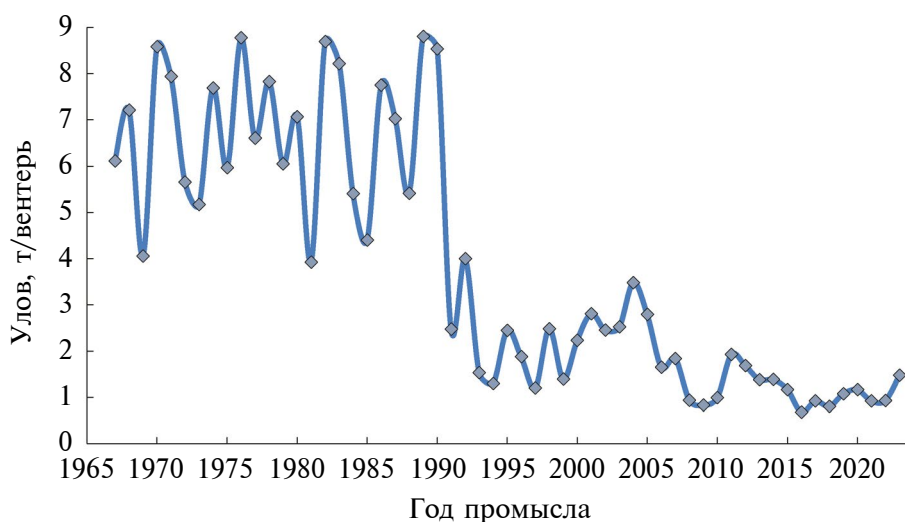


Рис. 2. Динамика средних за путину промысловых уловов наваги *Eleginus gracilis* в Амурском заливе.

выявить характерную для новых условий среды тенденцию изменения сроков, понять её причины, что и стало целью исследования.

В ходе работы были разработаны либо усовершенствованы оригинальные методики, что само по себе является важным её результатом. Прежде всего, это метод точного определения дат начала и конца массового нереста по данным мониторинга состояния половых продуктов рыб. Второй решённой в рамках этого исследования методической задачей стало выявление факторов, определяющих эти даты, в применении к виду, нерестящемуся в очень стабильных условиях. Обоснование и описание указанных методических подходов выделены в отдельные подразделы статьи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения за физиологическим состоянием нерестовой наваги. В работе использованы данные наблюдений по биологии и промыслу нерестовой наваги в Амурском заливе (зал. Петра Великого, Японское море) за 1953–2023 гг. Биостатистические данные за 1953–1993 гг. получены из архивных материалов, хранящихся в Региональном центре данных ТИНРО, в 1994–2023 гг. проводили авторские сборы.

Промышленный лов наваги в Амурском заливе осуществляют в зимние месяцы, с декабря по март, вентерями, устанавливаемыми со льда на глубинах от 2–3 до 17–19 м. Для биологических анализов из уловов отбирали случайные выборки (50–100 экз.) наваги, дополнительно осуществляли массовые промеры 200–300 экз. При биологическом анализе измеряли длину тела по Смитту, определяли массу каждой особи, стадию зрелости гонад, степень наполнения желудка и качественное содержимое пищевого комка, собирали отолиты. Дальнейшую обработку полученных данных проводили по стандартным методикам (Правдин, 1966), принятым в ихтиологической практике. Наиболее важными данными, без которых исследование динамики сроков нереста наваги было бы невозможным, являются результаты частых, хотя иррегулярных, определений состояния половых продуктов наваги из уловов в период нереста вида (декабрь–январь, реже февраль–март). Этот уникальный ряд наблюдений ведётся с 1953 г. до настоящего времени. Стадии зрелости гонад производителей определяли визуально по шестибальной шкале (Сакун, Буцкая, 1963): IV,

IV–V — преднерестовые особи; V, V–VI — готовые к нересту и нерестящиеся; VI, VI–II — посленерестовые.

Состояние запаса наваги, нерестящейся в Амурском заливе, оценивали по промысловым показателям (годовой вылов нерестовой наваги и число выставленных вентерей на промысловых участках Амурского залива) за 1965–2009 гг. из сведений Приморского филиала Главного бассейнового управления по рыболовству и сохранению водных биологических ресурсов, за 2010–2023 гг. — из сведений Центра системы мониторинга и связи (восточный филиал) и отраслевой системы “Мониторинг”. Поскольку подлёдный промысел наваги в Амурском заливе ведут именно во время нереста вида, межгодовые изменения биомассы производителей могут быть грубо оценены по уловам наваги на единичное промысловое усилие, в нашем случае — вылов на один вентерь, который определяли как отношение суммарного вылова наваги вентерями за весь промысловый сезон к их количеству (рис. 2).

Океанологические наблюдения на шельфе залива Петра Великого. ТИНРО ведёт мониторинг условий подо льдом Амурского залива, но для нашего исследования результаты этих измерений бесполезны (и не использованы), так как они фиксируют стабильные отрицательные температуры воды, почти не меняющиеся как от года от году, так и между зимними месяцами. Более важны данные о термических условиях нагула и созревания производителей летом–осенью, когда навага обитает в придонном слое моря. Такие наблюдения с 1981 г. проводят на стандартном разрезе через шельф зал. Петра Великого вдоль 132° в.д. В условиях летней стратификации придонный слой в верхней части шельфа занят подповерхностной шельфовой водной массой (ППШ), и навага в тёплый период года распределяется в её пределах (Черноиванова и др., 2011). Условия обитания вида в межнерестовый период может характеризовать средняя за май–октябрь температура ППШ. Удобен показатель модальной температуры, наименее чувствительный к изменениям очертаний обследованного района и дискретности измерений. В последние годы разрез вдоль 132° в.д. выполняют нерегулярно, поэтому пропуски в ряде межгодовой динамики температуры ППШ восстановили с использованием данных других стандартных наблюдений — ведущегося с 2009 г. мониторинга океанологических усло-

вий Амурского залива с ежемесячными съёмками с мая по октябрь. Межгодовые изменения средней за май–октябрь температуры ППШ для двух рядов наблюдений обнаруживают тесную статистическую связь (положительную, линейную, $R^2 = 0.64$), это позволило восстановить почти непрерывный ряд данных о модальной температуре ППШ в тёплый период года за 1981–2023 гг. (рис. 3). Динамика температуры за эти 40 лет характеризуется статистически значимым положительным трендом, образовавшимся в основном из-за различия температуры между 1980-ми и 2000–2010-ми гг., с заметным ростом в течение 1990-х гг. Хотя этот рост не совпадает по времени с режимным климатическим сдвигом 1988–1989 гг., вероятно, он является его следствием, запаздывающим из-за тепловой инерции глубинных слоёв моря.

Метод определения дат начала и конца массового нереста наваги. В каждой выборке для биоанализа самки наваги с гонадами разных стадий зрелости находились в определённом соотношении, по динамике которого в ходе нереста выявили даты начала массового нереста и его окончания.

Прежде всего, следует решить, какие именно моменты в ходе нереста, который у наваги в Амурском заливе длится несколько недель, считать началом и концом массового нереста. В ходе нереста доля преднерестовых самок (с го-

надами IV стадии зрелости и менее) убывает, доля отнерестившихся самок (гонады VI стадии зрелости либо с начавшимся новым циклом развития икры) возрастает, а доля нерестящихся самок (гонады V и V–VI стадий зрелости) в начале возрастает, затем убывает, при этом изменения происходят плавно. Поэтому моменты начала и конца массового нереста определены условно — по соотношению числа вступивших в нерест и числа отнерестившихся самок. За начало массового нереста принят момент, когда суммарная доля нерестящихся и уже отнерестившихся самок достигает половины общего числа половозрелых самок (начиная с которого большинство самок вступает в нерест), а за конец массового нереста — момент, когда половины достигает доля отнерестившихся самок (начиная с которого большинство самок выходит из нереста). Эти соотношения меняются очень быстро, поэтому чтобы выяснить такие даты прямыми наблюдениями, нужно было бы определять физиологическое состояние рыб ежедневно. Фактически же биологический анализ наваги из подлёдных уловов в Амурском заливе проводили в лучшем случае раз в неделю, а обычно ещё реже. Тем не менее, если осреднить с декадной дискретностью накопленные за много лет данные о зрелости половых продуктов наваги, можно видеть сглаженную среднескользящую динамику соотношения долей преднерестовых и отнерестившихся самок,

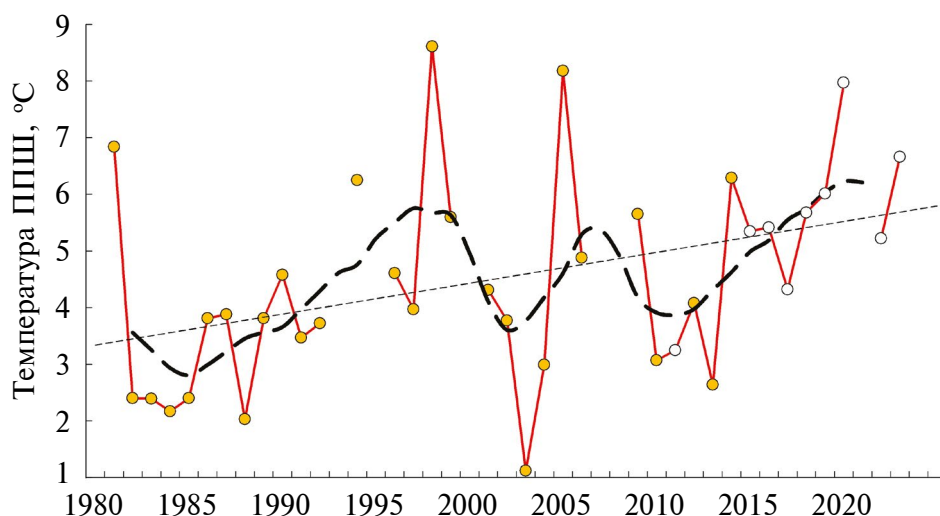


Рис. 3. Межгодовые изменения средней за май–октябрь модальной температуры подповерхностной шельфовой водной массы (ППШ) Амурского залива на стандартном разрезе по 132° в.д.: (—●—) — данные наблюдений на стандартном разрезе, (—○—) — восстановленные данные по наблюдениям в Амурском заливе, (— —) — результаты скользящего 5-летнего осреднения, (- - -) — линейный тренд ($y = 0.055x + 3.285$, $R^2 = 0.433$).

приближённо отражающую характер этого процесса в большинство зим, за исключением относительно редких случаев нереста несколькими “волнами” (рис. 4).

Судя по динамике доли нерестящихся самок, навага явно стремится размножаться массово, в идеале одномоментно, что обеспечивает лучшее оплодотворение икры, поэтому в какой-то момент одновременно нерестится почти половина самок (а в отдельные годы больше половины самок). Однако по разным причинам, скорее всего случайным, какие-то особи вступают в нерест раньше, какие-то позже других, поэтому даже в момент наиболее интенсивного нереста есть как уже отнерестившиеся особи, так и не готовые ещё к вымету икры. Поэтому график динамики доли нерестящихся самок имеет характерную форму Гауссовой кривой плотности вероятности, убывающей при удалении от точки математического ожидания, а графики доли преднерестовых и отнерестившихся самок — форму кривых интеграла вероятности (функции Лапласа), первая из которых убывает от 100 до 0%, а вторая — возрастает с 0 до 100% (Зуенко, 2009):

$$f_{\text{pre}} = \frac{1 - \Phi\left(\frac{T - T_S}{\sigma_S}\right)}{2}; \quad f_{\text{post}} = 2 \frac{1 - \Phi\left(\frac{T_F - T}{\sigma_F}\right)}{2},$$

где $\Phi(t) = \frac{2}{\sqrt{2\pi}} \cdot \int_0^t e^{-\frac{t^2}{2}} dt$ — интеграл вероятности

преднерестового либо посленерестового состояния самок, $t = (T - T_0)/\sigma$; $f_{\text{pre}}, f_{\text{post}}$ — доля соответственно преднерестовых и отнерестившихся самок; T — время в сутках (отсчитывается с 1 января, т.е. для этой даты $T = 1$); T_S, T_F — даты соответственно начала и конца массового нереста; σ_S, σ_F — стандартные отклонения дат начала и конца массового нереста, сут.

По среднегодовым графикам на рис. 4 с декадной дискретностью легко определить точки пересечения этими кривыми уровня 50% — это 23 декабря и 9 января для начала и конца массового нереста соответственно. Однако важно, что функция Лапласа нелинейна, из-за чего при уменьшении дискретности данных (например, если зрелость гонад наваги определяли только раз в месяц) нельзя применять простейший способ линейной интерполяции, что может привести к большим ошибкам. Поэтому для всех зим, когда определение зрелости половых продуктов наваги проводили

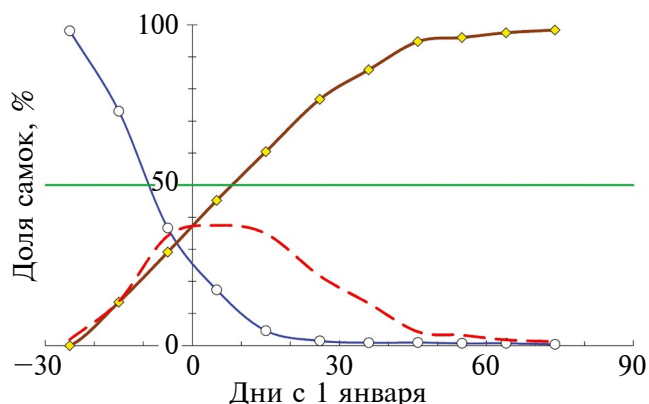


Рис. 4. Подекадные изменения в декабре–марте средней за 1957–2023 гг. доли преднерестовых (—○—), отнерестившихся (—◆—) и нерестующих (— —) самок наваги *Eleginus gracilis* в Амурском заливе. К нерестующим отнесены самки со стадиями зрелости гонад V, V–VI. Здесь и на рис. 7: (—) — 50%-ный уровень, снижение до которого доли преднерестовых самок считается началом массового нереста; возрастание до этого уровня доли отнерестившихся самок считается концом массового нереста.

не менее двух раз, выполнили аппроксимацию изменений во времени долей преднерестовых и отнерестившихся самок указанными выше функциями, из которых определили значения T_S и T_F . Данные наблюдений зрелости гонад за остальные годы отбраковали.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Функция Лапласа имеет два параметра: математическое ожидание (в случае анализа динамики долей преднерестовых и отнерестившихся самок наваги соответствующее датам достижения уровней 50%, принятых за даты начала и конца массового нереста) и стандартное отклонение σ (которое характеризует растянутость нереста — за период $\pm 0.68\sigma$ вступает в нерест или выходит из нереста половина особей). Для каждого года наблюдений были подобраны такие значения этих параметров, чтобы средняя квадратическая ошибка аппроксимации реальных данных была минимальной. Для большинства лет данные наблюдений хорошо аппроксимировались функциями Лапласа, коэффициенты корреляции превышали 0.9, хотя в отдельные годы качество аппроксимации резко снижалось, поскольку зрелость половых продуктов наваги менялась немонотонно, вероятно, по причине нескольких нерестовых подходов. Средние за все годы коэффициенты корреляции аппроксимирующих функций

с реальными данными составили 0.96 для доли преднерестовых самок и 0.90 для доли отнерестившихся самок, средние значения σ составили соответственно 10 и 15 сут. Отмечена большая вариабельность интервала между датами начала и конца массового нереста, который в отдельные годы возрастал примерно до месяца, в то время как в остальные годы составлял в среднем 12 сут (рис. 5). Во всех случаях резкое возрастание продолжительности нереста было обусловлено поздним завершением массового нереста и сопровождалось ростом стандартного отклонения определения даты конца нереста и ухудшением качества аппроксимации динамики нереста функцией Лапласа, предположительно из-за наличия нескольких нерестовых подходов.

Год от года даты начала и конца массового нереста менялись довольно резко и в широких пределах. На фоне кажущегося хаоса заметны несколько периодов постепенного их смещения на более поздние сроки, прерываемые резкими переходами к более раннему нересту (рис. 6). По имеющимся наблюдениям такой переход уверенно выявляется в середине 2000-х гг. (вероятно, их было больше, например, в середине 1950-х гг. и в конце 1980-х гг., однако в эти годы наблюдения за динамикой нереста наваги проводили не каждую зиму). Резкий переход к более раннему нересту в середине 2000-х гг. предварялся запаздыванием срока завершения массового нереста, увеличением его продолжительности,

возрастанием стандартного отклонения определения дат его начала и конца — всё это признаки формирования нескольких нерестовых подходов.

Динамика доли преднерестовых самок была схожей в разные годы, как правило, массовый нерест начинался в конце декабря. Напротив, динамика доли отнерестившихся самок заметно различалась между периодами, особенно в переходные годы (рис. 7). Так, в 2005–2006 гг. доля преднерестовых самок в 3-й декаде декабря составляла 83%, а во 2-й декаде января 32%, т.е. массовый нерест начался в конце декабря, что вполне обычно. При этом доля отнерестившихся самок в уловах 2-й декады января приблизилась к 50%, но в следующие две декады вновь снизилась до 26–37% и лишь в середине февраля превысила 90%. Такая динамика лишь весьма приближённо ($r = 0.84$) аппроксимировалась указанной выше функцией, математическое ожидание даты достижения 50% доли отнерестившихся самок определено на 29 января, что значительно позже сроков конца массового нереста, типичных как для предыдущего, так и для последующего десятилетий. Причина растянутости нереста в данном случае вполне очевидна — подход на нерест во второй половине января новой группы производителей. По данным биологического анализа, возрастной состав рыб в нескольких нерестовых подходах одного года почти не различался, производители всегда были представлены

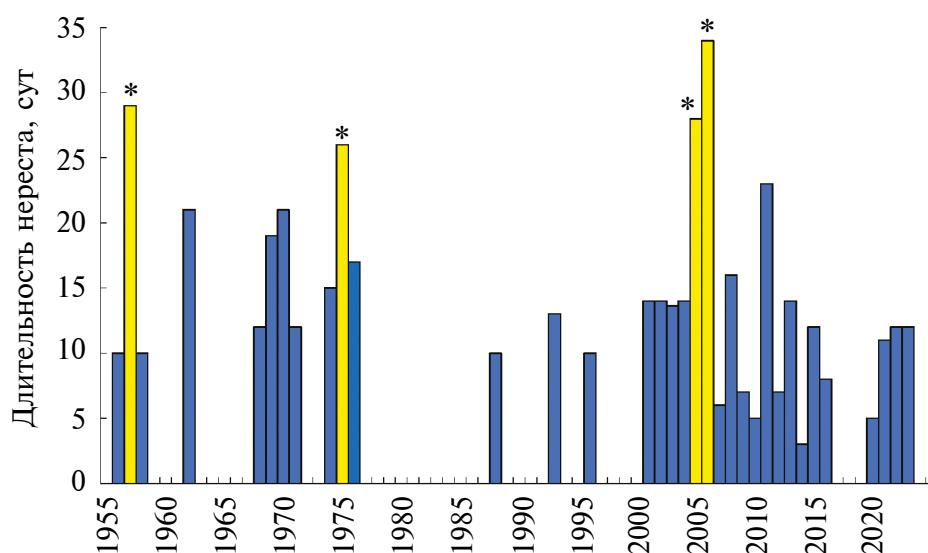


Рис. 5. Продолжительность массового нереста наваги *Egleinus gracilis* в Амурском заливе (интервал между датами начала и конца массового нереста в годы, когда определены обе даты); * годы с резким возрастанием продолжительности нереста.

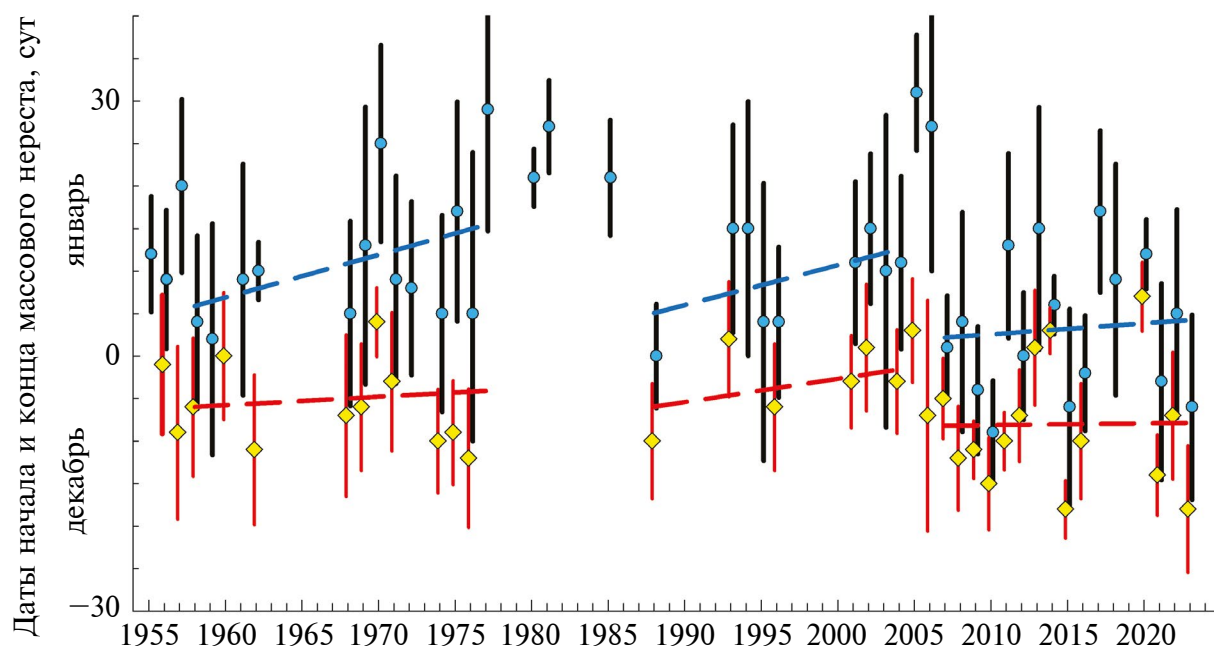


Рис. 6. Сроки начала и конца массового нереста наваги *Eleginus gracilis* в Амурском заливе, определённые аппроксимацией динамики зрелости самок функциями (см. в тексте). Для каждого года, в который проводили наблюдения, символами показаны даты достижения 50% доли преднерестовых (♦) и отнерестившихся (●) самок в уловах; усы вверх и вниз от символов — интервалы $\pm 0.68\sigma$ от этих дат, в течение которых вступала в нерест и выходила из нереста половина особей. (---) — линейные тренды межгодовых вариаций сроков для 1958–1977, 1988–2004 и 2007–2023 гг.

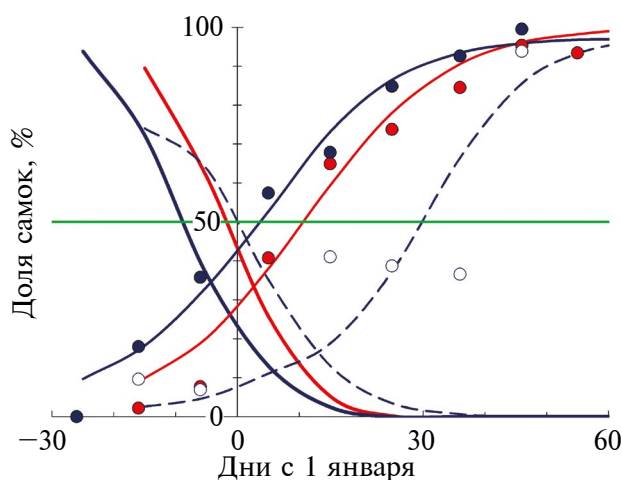


Рис. 7. Внутрисезонная динамика долей преднерестовых и отнерестившихся самок наваги *Eleginus gracilis* в уловах на нерестилище в Амурском заливе по группам лет, аппроксимированная функциями (см. в тексте): (—) — 1993–2004, (---) — 2005–2006, (—) — 2007–2023; (●, ○, ●) — осреднённые по соответствующим группам лет доли отнерестившихся самок.

преимущественно двух–трёхлетками. Однако по косвенным признакам (упитанность, плодовитость) можно предположить, что поздние подходы формировали особи, нагуливавшиеся

не в Амурском заливе и его окрестностях, а в каких-то удалённых районах с лучшими кормовыми условиями и, по-видимому, с более низкой температурой воды, что и предопределило их запоздалый нерест. По данным траловых съёмок известно, что в период нагула навага в зал. Петра Великого распределяется как в прибрежной зоне с глубинами до 50 м, включая Амурский залив, так и в элиторали, встречаясь даже в мезобентали (Измятинский, 2005, 2006).

Вне лет с аномально продолжительным массовым нерестом сроки начала и конца массового нереста менялись от года к году примерно синхронно ($r = 0.78$), при этом вплоть до последних десятилетий долгосрочного тренда к смещению нереста на более ранние сроки не наблюдалось, несмотря на положительную динамику термических условий. Так, в 1958–1977 гг. начало и конец массового нереста приходились в среднем на 26 декабря и 11 января, а в 1988–2004 гг. на 28 декабря и 9 января. Но в 2005–2008 гг. произошёл резкий сдвиг сроков нереста на более ранние даты, которые в 2007–2023 гг. пришлись в среднем на 23 декабря и 3 января, причём неоднократно массовый нерест завершался

уже в декабре. В 2021–2023 гг. массовый нерест начинался в среднем 18 декабря и заканчивался 30 декабря.

Межгодовые различия сроков нереста связаны с изменениями условий созревания рыб в межнерестовый период, во всяком случае зависимость длительности созревания (промежутка от конца массового нереста до начала следующего массового нереста) от температуры ППШ является статистически значимой ($p < 0.02$). Связь отрицательная, что естественно (чем теплее, тем меньше времени необходимо для подготовки к нересту), но слабая ($r = -0.58$) и едва обеспечивает треть дисперсии этого показателя (рис. 8). Размах межгодовых изменений средней температуры в пределах 1–9°C обуславливает вариации длительности созревания наваги в пределах от 11 до 12 мес. (в среднем 350 сут), но в конкретные годы реальная длительность может отклоняться от регрессии, представленной на рис. 8, до полумесяца. Вероятно, избранный параметр термических условий (модальная температура ППШ), несмотря на свой обобщающий характер, всё же недостаточно репрезентативен для характеристики весьма разнообразных условий обитания наваги, которая, по сути, нагуливается внутри термоклина, где температура может сильно меняться в зависимости от глубины.

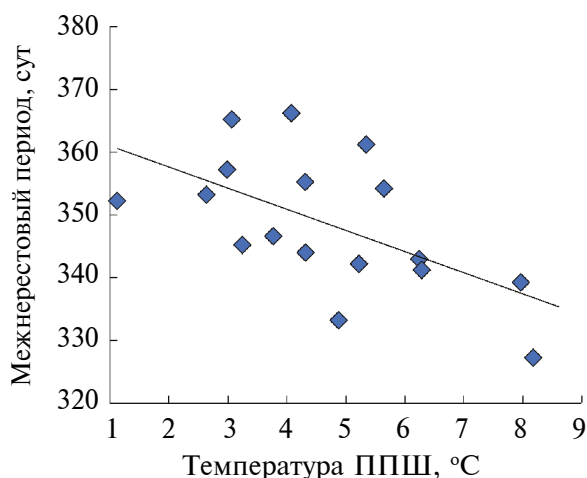


Рис. 8. Зависимость продолжительности периода между окончанием массового нереста наваги *Eleginus gracilis* в Амурском заливе и началом следующего массового нереста от средней за май–октябрь модальной температуры подповерхностной шельфовой водной массы (ППШ) на стандартном разрезе по 132° в.д.: (—) — аппроксимация зависимости линейной функцией: $y = -3.368x + 364.373$, $R^2 = 0.337$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Судя по полученным результатам, хотя сроки нереста наваги в Амурском заливе явно зависят от изменений условий среды, эта зависимость нежесткая, так как навага проявляет некоторую экологическую гибкость и приспосабливается к меняющимся условиям. В частности, это проявляется в растягивании сроков нереста, вплоть до формирования нескольких его “волн”, что позволяет, по крайней мере части производителей, нереститься в оптимальное время. Механизм растягивания сроков нереста наваги представляется следующим образом. Сеголетки и двухлетки образуют нагульные скопления предположительно вблизи нерестилищ, в прибрежной зоне, а особи старше нагуливаются в более обширной акватории. С ростом численности популяции размеры нагульной акватории естественно возрастают, и крупноразмерная навага смещается на всё большие глубины, где температура ниже, а корма для вида значительно меньше (Марти, 1980; Черноиванова и др., 2011). В результате у разновозрастных групп наваги формируются различающиеся по длительности межнерестовые периоды. Вначале к нересту приступают нагулявшиеся в прибрежной зоне особи меньших размера и возраста, в то время как более крупная навага старших возрастов подходит на нерест позже. При растущей численности популяции сроки массового нереста, особенно срок его завершения, постепенно смещаются на более поздние даты и, наоборот, снижение численности рыб сопровождается смещением сроков нереста на ранние даты. С другой стороны, после резкого ухудшения воспроизводства, как это, по-видимому, случилось в 2005 г. и повлекло значительное снижение уловов в последующие годы, кратковременно возрастает относительная доля в нерестовом запасе старшевозрастных рыб, в результате формируется несколько нерестовых подходов и задерживается нерест. В исследуемый период популяция наваги Амурского залива прошла стадии высокой численности (до 1990 г.), попыток восстановить высокую численность (1991–2005 гг.) и, наконец, устойчивой депрессии (после 2006 г.), а сроки её массового нереста сместились с января на декабрь, причём отмечено два эпизода резкого смещения на более ранние даты — в конце 1980-х гг. и в середине 2000-х. В обоих случаях в течение одного–двух лет перед резким смещением сроков нереста на более ранние даты наблюдался экстремально поздний (и растянутый) нерест.

Стратегия растягивания продолжительности нереста с целью “угадать” оптимальные сроки ранее отмечена у весенненерестящейся тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* зал. Петра Великого, нерестилища которой также расположены и в Амурском заливе. В отличие от наваги, нерест которой при всех отмеченных нюансах проходит довольно быстро, для сельди характерен чрезвычайно растянутый процесс с началом в феврале–марте (иногда в начале апреля) и окончанием в конце мая. У сельди хорошо заметна сменяемость поколений на нерестилищах: вначале при близкой к нулю температуре воды икру откладывают крупные старшие особи, затем всё более мелкие младшевозрастные, последние из которых нерестятся при температуре воды 6–10°C (Амброз, 1931; Посадова, 1985; Черноиванова, 2022). В итоге часть кладок развивается в неблагоприятных зимних условиях, но вылупление личинок проходит в условиях весенней вспышки развития планктона; другие развиваются очень быстро благодаря высокой температуре, но личинки оказываются в условиях нестабильной кормовой базы; третьи же, возможно, вступают в некий компромисс. Для наваги охарактеризовать таким же образом различия в условиях и последствиях раннего и позднего нереста невозможно, так как температурный режим подо льдом очень стабилен, а период массового развития планктона в Амурском заливе растянут и может длиться до конца весны (Зуенко, Надточий, 2018).

При том, что сроки нереста наваги зависят от температурных условий нагула, резкие сдвиги нереста на более раннее время всякий раз совпадают со снижением численности популяции наваги Амурского залива, насколько о ней можно судить по уловам. То есть в отличие от сельди эти изменения не дают позитивного эффекта для воспроизводства, а представляются скорее реакцией вида на изменения условий среды, чем стратегией его выживания. У другого зимненерестующего вида Японского моря — дальневосточной сардины-иваси *Sardinops melanostictus* — сроки нереста также меняются в зависимости от термических условий в период созревания, причём в широком временном диапазоне: с декабря по май (Зуенко, 2011). При этом отмечено, что успешное воспроизводство сардины возможно при нересте в оптимальные сроки (в марте, начале апреля), а смещение нереста как на более ранние, так и на более поздние сроки неблагоприятно. Напротив, для тихоокеанской трески *Gadus macrocephalus*, нерестящейся зимой

в зал. Аляска, смещение нереста на более ранние сроки при повышении температуры воды рассматривают как благоприятный для развития личинок и молоди фактор (Almeida et al., 2024). Для наваги определить характер влияния сроков нереста на численность пополнения не удалось. Хотя тенденция к смещению периода размножения на более ранние даты относительно традиционных сроков в январе совпадает с негативной динамикой численности популяции, корреляция межгодовых изменений сроков нереста и численности пополнения статистически не значима, в частности потому, что резкое снижение численности произошло в начале 1990-х гг., а смещение нереста на более ранние сроки — значительно позже, в середине 2000-х гг. На наш взгляд, вопрос влияния сроков нереста на воспроизводство наваги требует серьёзного изучения с привлечением более полных и точных данных об эффективности воспроизводства и выходит за рамки нашего исследования.

В заключение отметим, что результаты экспериментальных наблюдений за динамикой сроков нереста почти не публикуются, очевидно, из-за трудностей организации таких наблюдений и методических сложностей обработки данных. В этом смысле выполненное исследование — пример большой продуктивности этого научного направления. Несмотря на невысокое качество исходного материала из-за нерегулярности и вообще недостаточности числа наблюдений и ряда сопутствующих проблем, которые так и не удалось решить, получено несколько важных в научном и практическом плане результатов:

- определена количественно межгодовая изменчивость сроков нереста наваги в Амурском заливе Японского моря;

- выявлены долгосрочная тенденция к смещению нереста наваги на более ранние сроки и сдвиги в этом процессе, в результате которых массовый нерест, ранее проходивший в основном в январе, в последние десятилетия сместился на декабрь;

- установлено, что сроки нереста наваги зависят от условий её нагула и созревания в предшествующие сезоны (летом—осенью): чем теплее, тем раньше нерестится рыба;

- в отдельные годы обнаружена внутрисезонная динамика нереста наваги, обусловленная несколькими “волнами” заходов производителей на нерестилища. Этот феномен требует дополнительного изучения на основе более частых наблюдений.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа финансировалась за счёт средств бюджета Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор материала и его обработка не противоречили международным нормам обращения с животными, соответствующим Директиве 2010/63/EU Европейского парламента и Совета Европейского союза от 22.09.2010 г. по охране животных, используемых в научных целях (https://ruslasa.ru/wp-content/uploads/2017/06/Directive_201063_rus.pdf).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Амброз А.И. 1931. Сельдь (*Clupea harengus pallasi* C.V.) залива Петра Великого. Биологический очерк // Изв. ТИНРО. Т. 6. 313 с.
- Вдовин А.Н. 1996. Состав и биомасса рыб Амурского залива // Там же. Т. 119. С. 72–87.
- Гаврилов Г.М. 1998. Состав, динамика численности и промысел рыб в экономической зоне России и прилегающих водах Японского моря // Там же. Т. 124. С. 271–319.
- Зуенко Ю.И. 2009. Опыт использования функции нормального распределения для решения некоторых задач морской биологии // Там же. Т. 156. С. 236–246.
- Зуенко Ю.И. 2011. Межгодовые изменения районов и сроков массового нереста сардины-иваси в Японском море и их значение для воспроизводства сардины // Там же. Т. 166. С. 103–122.
- Зуенко Ю.И., Надточий В.В. 2018. Основные особенности сезонной и многолетней динамики сообщества зоопланктона Амурского залива (залив Петра Великого, Японское море) // Тр. ВНИРО. Т. 173. С. 157–170.
- Зуенко Ю.И., Нуждин В.А. 2020. Рикеровский анализ динамики численности двух популяций минтая в Японском море // Там же. Т. 180. С. 156–173. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2020-180-156-173>
- Зуенко Ю.И., Черноиванова Л.А., Вдовин А.Н., Устинова Е.И. 2010. Влияние изменений климата на воспроизводство наваги *Eleginus gracilis* в заливе Петра Великого (Японское море) // Вопр. промысл. океанологии. Вып. 7. № 1. С. 132–144.
- Измятинский Д.В. 2005. Характеристика сообщества рыб элиторали залива Петра Великого (Японское море) в период гидрологического лета // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 3. С. 315–323.
- Измятинский Д.В. 2006. Состав ихтиофауны в мезобентали залива Петра Великого (Японское море) // Там же. Т. 46. № 2. С. 195–202.
- Кровнин А.С., Зуенко Ю.И., Фигуркин А.Л. и др. 2022. Океанологические условия в пределах основного ареала минтая // Тр. ВНИРО. Т. 189. С. 16–44. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2022-189-16-44>
- Кушинг Д.Х. 1979. Морская экология и рыболовство. М.: Пищ. пром-сть, 288 с.
- Марти Ю.Ю. 1980. Миграции морских рыб. М.: Пищ. пром-сть, 248 с.
- Новикова О.В., Ракитина М.В., Метленков А.В. и др. 2023. Промысловые ресурсы тихоокеанской наваги *Eleginus gracilis* российских вод дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. Т. 203. № 4. С. 745–769. <https://doi.org/10.26428/1606-9919-2023-203-745-769>
- Посадова В.П. 1985. Межгодовая изменчивость нерестовых подходов сельди залива Петра Великого // Сельдевые северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 22–29.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Сакун О.Ф., Буцкая Н.А. 1963. Определение стадий зрелости и изучение половых циклов рыб. М.: Рыб. хоз-во, 36 с.
- Хен Г.В., Устинова Е.И., Сорокин Ю.Д., Матюшенко Л.Ю. 2020. Долгопериодные изменения термических характеристик поверхностных вод Японского моря и залива Петра Великого и их связь с крупномасштабными климатическими процессами // Тр. ВНИРО. Т. 180. С. 72–87. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2020-180-72-87>
- Черноиванова Л.А. 2000. О динамике численности наваги Амурского залива (Японское море) // Изв. ТИНРО. Т. 127. С. 171–177.
- Черноиванова Л.А. 2022. Биологическая характеристика сельди залива Петра Великого (Японское море) // Вопр. рыболовства. Т. 23. № 2. С. 63–85. <https://doi.org/10.36038/0234-2774-2022-23-2-63-85>
- Черноиванова Л.А., Соломатов С.Ф., Пущина О.И. и др. 2011. Особенности распределения и питания дальневосточной наваги *Eleginus gracilis* в зал. Петра Великого (Японское море) в летний период // Там же. Т. 12. № 4 (48). С. 678–689.
- Almeida L.Z., Laurel B.J., Thalmann H.L., Miller J.A. 2024. Warmer, earlier, faster: cumulative effects of Gulf of Alaska heatwaves on the early life history of Pacific cod // Elem. Sci. Anth. V. 12. № 1. Article 00050. <https://doi.org/10.1525/elementa.2023.00050>

DYNAMICS OF THE TIMING OF MASS SPAWNING FOR SAFFRON COD *ELEGINUS GRACILIS* IN THE AMUR BAY, SEA OF JAPAN

Yu. I. Zuenko^{1,*} and L. A. Chernovanova¹

¹ Pacific Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vladivostok, Russia

*E-mail: zuenko_yury@hotmail.com

The dates of the beginning and end of mass spawning and their interannual variability were determined based on the data of long-term monitoring of sexual maturity for saffron cod *Eleginus gracilis* during its under-ice spawning period in the Amur Bay of the Sea of Japan. A tendency to earlier spawning and several shifts in this process associated with changes in environmental conditions, in particular, with climatic changes caused by global warming were found. The dates of spawning of saffron cod depend on conditions of summer-autumn feeding and maturation of fish in previous seasons: the warmer the subsurface water layer, the earlier saffron cod spawns. As a result, the period of mass spawning of the species in the study area, which began on average on December 25 and ended on January 12 in the 1970s, shifted to the period from December 18 to December 30 by 2021–2023. Besides, intraseasonal patterns of the spawning process are found, as several spawning runs in some years. The early run is presumably characteristic of younger fish that feed in the coastal zone, while older individuals of saffron cod run later due to feeding at greater depths and at lower temperatures.

Keywords: saffron cod *Eleginus gracilis*, timing of spawning, feeding conditions, climate change, Amur Bay, Sea of Japan.