

Промысловые виды и их биология

УДК 575.17:597.553.1

О влиянии факторов среды на формирование изменчивости тихоокеанской сельди на ареале от Белого до Жёлтого морейА.Н. Строганов¹, А.В. Семенова¹, М.О. Рыбаков², А.А. Смирнов³

¹ Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова (ФГБОУ ВО «МГУ им. М.В. Ломоносова»), г. Москва

² Полярный филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ПИНРО» им. Н.М. Книповича), г. Мурманск

³ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ФГБНУ «ВНИРО»), г. Москва; Северо-Восточный государственный университет (ФГБОУ ВО «СВГУ»), г. Магадан

E-mail: andrei_str@mail.ru

Тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii* Val. — важный промысловый вид, ареал которого охватывает не только бореальные акватории азиатского и американского побережий Тихого океана, но распространяется также и на прибрежные воды севера Евразии. В статье рассматриваются особенности экологической, биологической, морфологической изменчивости тихоокеанской сельди на протяженном ареале от Белого до Желтого морей, охватывающем воды арктической, бореальной, субтропической зон. Современная область обитания тихоокеанской сельди представлена двумя субъединицами: древний ареал (возраст около 5 млн лет) (прибрежье Северной Пацифики) и новообразованный ареал (возраст около 6 тыс. лет) — (шельфовые зоны Берингова, Охотского, Жёлтого морей, арктическое побережье Евразии). Наиболее высокий темп роста характерен для сельди бореальной зоны, наименьшие значения выявлены для сельди из Карского моря и беломорской весенненерестующей сельди. Результаты многомерного дискриминантного анализа иллюстрирует сходство тихоокеанской сельди различных акваторий ареала по комплексу меристических признаков. Рассматриваются особенности изменения темпоральных характеристик нерестового периода у тихоокеанской сельди в различных частях ареала.

Ключевые слова: тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, внутривидовая структура, биологический анализ, морфометрия.

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-181-69-83

ВВЕДЕНИЕ

Для понимания популяционного устройства сельдей и процессов формообразования, их механизмов и динамики у морских рыб перспективным объектом является малопозвонковая тихоокеанская сельдь *Clupea*

pallasii Valenciennes, 1847, населяющая акватории морей Северного Ледовитого и Тихого океанов.

Центром возникновения сельдей рода *Clupea* считается Атлантический океан. По мнению ряда авторов [Световидов, 1944;

Grant, 1984], в плиоцене сельди проникли через открывшийся Берингов пролив в Тихий океан. Наступившие затем оледенения вызвали отступление популяций сельдей в южном направлении и изоляцию их. В результате возникла малоизвестная форма тихоокеанская сельдь *Clupea pallasii*, приспособившаяся к нересту в прибрежных водах [Берг, 1934; Андрияшев, 1939]. Обратное расселение в арктические акватории тихоокеанская сельдь смогла совершить вдоль побережья Азии и Европы в послеледниковый период около 5–8 тыс. лет назад [Дерюгин, 1928, 1929; Jorstad et al., 1994].

На огромном ареале протяжённостью порядка 15 тыс. км, охватывающем акватории от субтропических до арктических широт (от 30 до 70° с. ш.), тихоокеанская сельдь образовала разнообразное по экологическим чертам сообщество, уже длительное время привлекающее внимание учёных. Рассматриваются особенности изменчивости биологических, морфологических, генетических характеристик, анализируются специфические стороны адаптационного процесса, обеспечившего возможности столь широкого расселения тихоокеанской сельди [Аверинцев, 1927; Есипов, 1938; Световидов, 1952; Андрияшев, 1954; Алтухов и др., 1958; Картавцев, Рыбникова, 1999; Смирнов, 2009, 2014; Liu et al., 2011; Горбачев и др.,

2012; Grant et al., 2012; Семенова и др., 2014, 2018; Semenova et al., 2015; Курносков и др., 2016; Орлова и др., 2019; Строганов и др., в печати].

Группировки тихоокеанской малоизвестной сельди отличаются друг от друга местами и условиями нереста, особенностями роста и морфологии, продолжительностью жизни. Существуют также определённые генетические различия [Семенова и др., 2006].

Целью данной работы было изучение экологической, биологической и морфологической изменчивости тихоокеанской малоизвестной сельди на ареале в акваториях Арктики и Северной Пацифики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для выполнения данной работы послужили выборки тихоокеанской малоизвестной сельди из акваторий Белого, Баренцева, Карского, Чукотского, Берингова, Охотского морей, моря Лаптевых, собранные в экспедициях МГУ, ВНИРО, ПИНРО, СевПИНРО и МагаданНИРО, предоставленные сотрудниками Усть-Ленского заповедника. А также характеристики тихоокеанской сельди Японского и Жёлтого морей, полученные из литературных источников (табл. 1).

С целью обеспечения возможности адекватного сравнения выборок из бассейнов

Таблица 1. Характеристика материала, использованного в работе
(в скобках дана ссылка в случае привлечения материала из литературных источников)

Индекс	Районы и сроки взятия выборок	Объём выборки, шт.
WhiteSiv	Белое море, Кандалакшский залив, июль 2017 г. (летненерестующая сельдь)	85
WhiteSeg	Белое море, Кандалакшский залив, сентябрь 2014 г. (весенненерестующая сельдь)	25
BarS	Баренцево море, Чешско-Печорская губа, октябрь 2008 г.	32
KaraS	Карское море, Усть-Кара, август 2008 г.	11
LaptevS	Море Лаптевых, бухта Тикси, 1964, 1998, 2000, 2002, 2003 и 2006 гг.	12
ChukS	Чукотское море, август 2019 г.	56
BeringS	Берингово море, Западно-Берингоморская зона, август 2019 г.	50
OgotaS	Охотское море, Тауйская губа, май 2012 г.	32
PacO	Тихий океан, внешняя сторона о. Хоккайдо, май 2005 г. (Liu et al., 2007)	34
JapS	Японское море, февраль 2005 г. (Liu et al., 2007)	17
YelS	Жёлтое море, март 2004 г. (Liu et al., 2007)	40

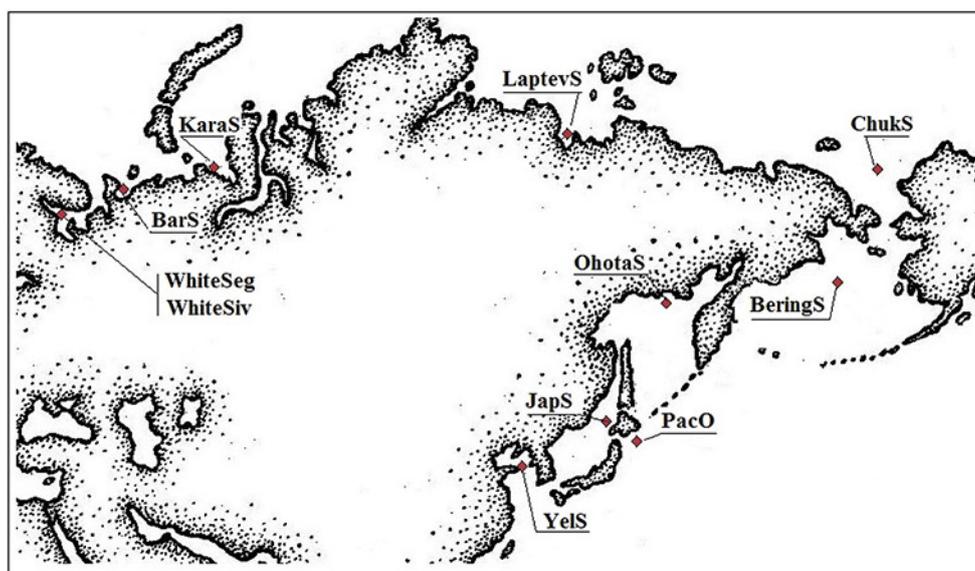


Рис. 1. Районы сбора материала (обозначения как в табл. 1)

различных морей (несмотря на различия в использовавшихся орудиях лова, объёмах выборок, времени их получения) использовали выборки, локализация которых предполагала приуроченность именно к данному бассейну (рис. 1). Исключение составляли только две выборки из акватории Кандалакшского залива Белого моря. Однако, несмотря на перекрывание их ареалов, выборки представляли две репродуктивно самостоятельные группировки тихоокеанской сельди: весенненерестующую беломорскую сельдь (егорьевская) и летненерестующую беломорскую сельдь (ивановская).

Был проведён биологический анализ, в процессе которого определяли пол, стадию зрелости, возраст, массу тела рыб. Для всех экземпляров сельди по чешуе был определён возраст. Чешуя бралась выше боковой линии под передней частью спинного плавника. Так как у сельди легко спадающая чешуя, то в случае её отсутствия или повреждения определение возраста проводили по отоли-там (sagitta).

В ходе морфометрического анализа выполняли определение меристических (количество позвонков, количество лучей в спинном и анальном плавниках) и пластических признаков (ас — длина всей рыбы; аб — длина тела до конца средних лучей (длина по Смитту); а — длина до конца чешуйного по-

крова (без С); ад — длина головы; ае — длина рыла; ак — длина верхнечелюстной кости; Н — наибольшая высота тела; аD — антедорсальное расстояние; аА — антеанальное расстояние) [Правдин, 1966]. Промеры проводили с точностью до 1 мм, пластические признаки были выражены в индексах (отношение к длине тела до конца чешуйного покрова, отношение к длине головы) [Алеев, 1963; Павлов и др., 2001]. При сравнительном анализе полученных результатов привлекали эколого-биологические характеристики сельди. Статистический анализ проводили по стандартным методикам. Уровень и достоверность различий морфометрических индексов оценивали в программных пакетах Excel, STATISTICA с помощью непараметрических и параметрических критериев [Урбах, 1963; Ивантер, Коросов, 2003].

РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТЫ

Биологические характеристики

Средние значения массы в выборке отражают, в определённой степени, потенци роста в группировках различных акваторий современного ареала малопозвонковой сельди. Наиболее высокие значения средней по выборке массы выявлены в выборках из Берингова и Охотского морей (302 и 224 г, соответственно). Средняя масса в выборках

из Чукотского, Карского, Баренцева и Белого (егорьевская) морей была гораздо ниже и составляла от 48 до 67 г. Исключение составляла средняя масса (112 г) в выборке летненерестующей (ивановская) беломорской сельди, что возможно, объясняется прохождением этапов раннего развития при более высоких температурах беломорских вод в летний период.

Наиболее высокие показатели линейного роста (рис. 2) выявлены в выборках сельди Берингова, Охотского, Японского, Жёлтого морей и тихоокеанской акватории (BeringS, OhotaS, JapS, PacO). Наиболее слабый рост показали сельди Баренцева, Карского морей, весенненерестующая (егорьевская) сельдь Белого моря. В остальных выборках: Чукотское море, море Лаптевых, летненерестующая (ивановская) сельдь Белого моря отмечены средние показатели линейного роста в возрастных классах.

Наряду с размерно-весовыми показателями важными характеристиками различных популяций являются продолжительность

жизни и возраст полового созревания. Косвенно о продолжительности жизни может свидетельствовать возрастная структура различных выборок. Наивысшие значения возраста выявлены для выборок из Берингова и Охотского морей, тихоокеанской акватории: 10–12 лет (BeringS, OhotaS, PacO). Максимальный возраст в пределах 4–6 лет выявлен для выборок Белого, Карского, Чукотского, Жёлтого морей. В выборках из Баренцева, Японского морей и моря Лаптевых встречались особи немногим более старшего возраста (7–8 лет).

Нерестовая группировка в выборках Берингова и Охотского морей представлена особями в возрасте от 5–6 лет. Более низкие значения (3–4 года) выявлены в выборках из Баренцева, Карского, Чукотского морей и моря Лаптевых.

Меристические признаки

Количество позвонков у малопозвонковых сельдей индивидуально и в различных частях ареала изменяется в широких пре-

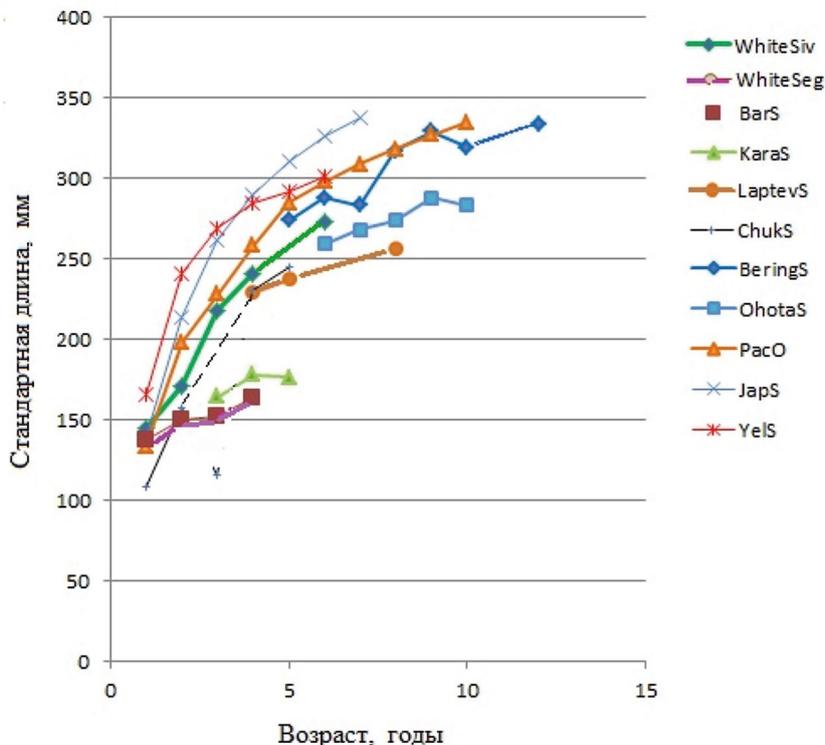


Рис. 2. Линейный рост (стандартная длина, мм) в группировках малопозвонковой сельди различных районов ареала (обозначения выборок как в табл. 1)

делах: от 47 до 57 [Световидов, 1952]. Проанализированные нами выборки охватывают весь ареал малопозвонковых сельдей. Изменения количества позвонков в наших выборках были немного меньшими: от 48 до 56. Наибольший размах изменений количества позвонков выявлен в выборках из арктических акваторий (48–56) (рис. 3 А). В тихоокеанских выборках размах колебаний количества позвонков был ниже (51–56). Общее количество лучей в спинном плавнике варьировало больше, чем известно из литературы [Световидов, 1952] (17–20 и 13–19, соответственно). Средние значения в наших выборках 15,22–17,55 (рис. 3 Б). Общее количество лучей в анальном плавнике варьировало от 12 до 20. Средние значения в наших выборках от 14,82 до 16,52 (рис. 3 В).

На основе дискриминантного многомерного анализа проведено сравнение выборок малопозвонковой сельди Жёлтого, Охотского, Японского, Баренцева и Белого морей с использованием меристических признаков (кол-во позвонков, кол-во лучей в D и A) (рис. 4). Высокая степень наложения полей рассеяния в рамках выявленных 1-й и 2-й дискриминантных функций иллюстрирует сходство малопозвонковой сельди различных акваторий ареала по комплексу меристических признаков.

Пластические признаки

Значения индекса антеанального расстояния в выборках изменялись в пределах от 0,740 до 0,768. Значения индекса антедорсального расстояния в выборках изменялись в пределах от 0,396 до 0,520. Достоверность

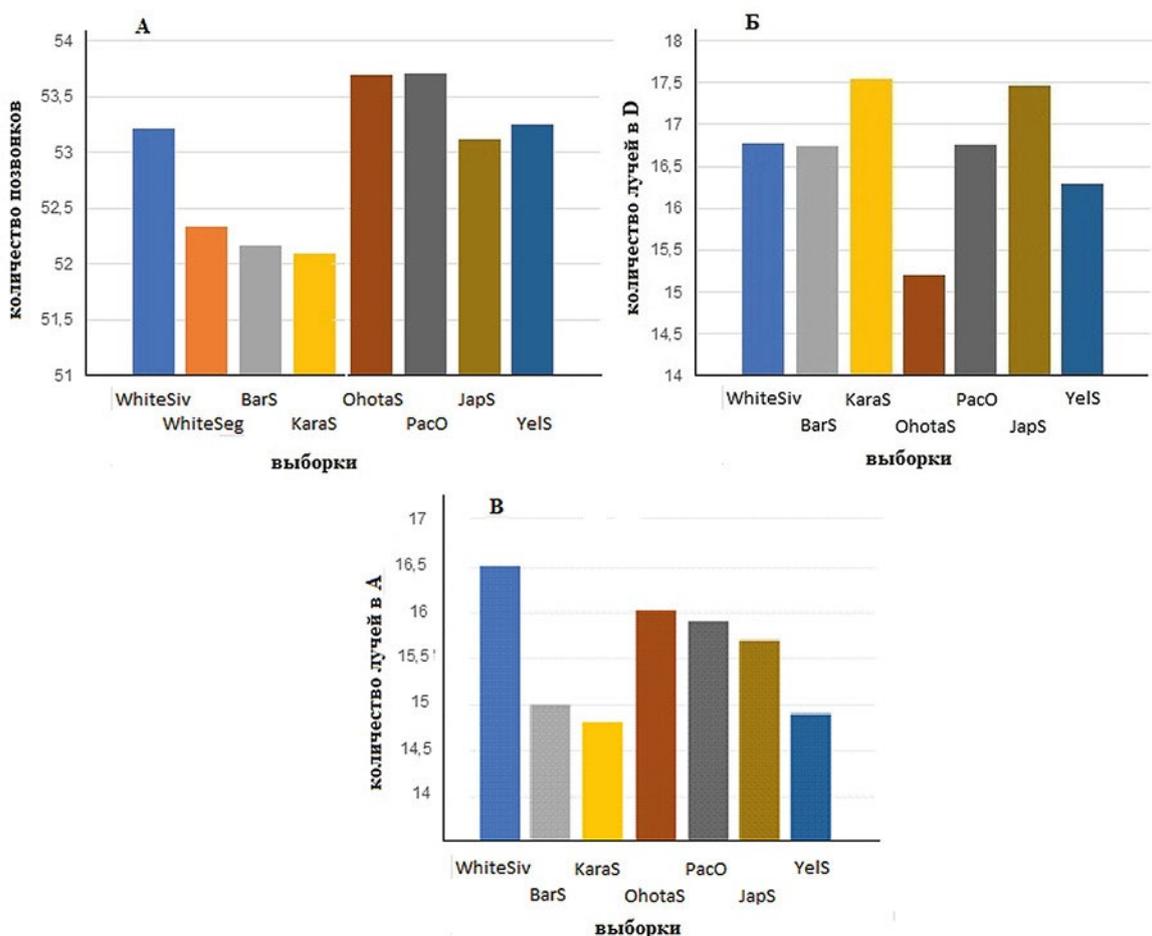


Рис. 3. Меристические характеристики (средние значения) в выборках малопозвонковой сельди из различных частей ареала: А — количество позвонков; Б — количество лучей в D; В — количество лучей в А

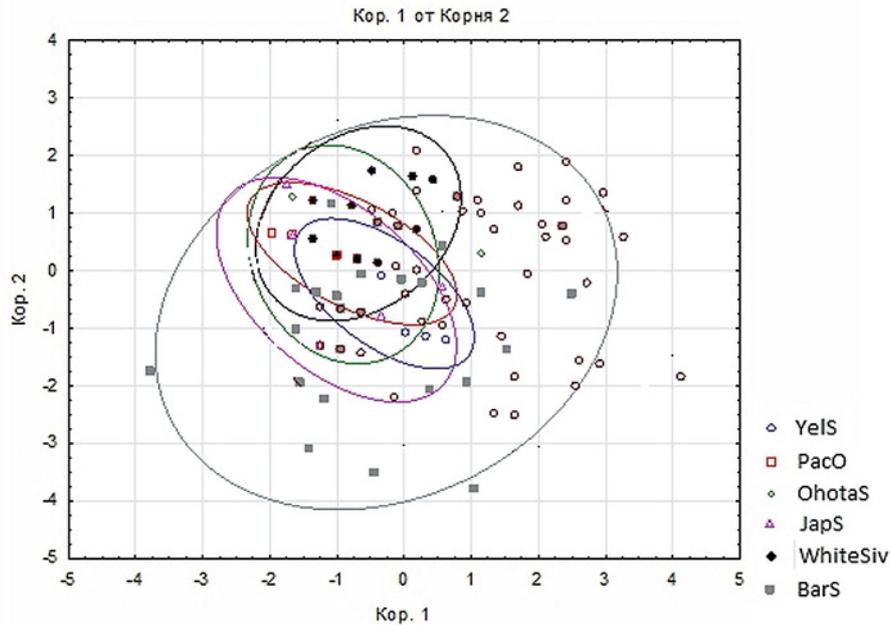


Рис. 4. Диаграмма рассеяния для канонических значений (95%-ный уровень). Меристические признаки (кол-во позвонков, кол-во лучей в D и A) для выборок малопозвонковой сельди Жёлтого, Охотского, Японского, Баренцева и Белого морей

различий по aD/a между выборками Белого, Баренцева, Карского морей свидетельствует в пользу репродуктивной самостоятельности этих группировок тихоокеанской сельди. Различия по aD/a между выборками Жёлтого моря и Тихого океана были достоверны, а между выборками Жёлтого и Японского морей недостоверны, что может свидетельствовать о существовании репродуктивных контактов в последнем случае (через Корейский пролив вдоль южной оконечности Корейского п-ова) (табл. 2).

Похожая ситуация наблюдалась в сопредельных регионах при сравнении уровня отличий по индексам длины головы (ad/a) и наибольшей высоты тела (H/a) (табл. 3).

По индексам длины нижней челюсти (ak/ad) и длины рыла (ae/ad) беломорская сельдь демонстрировала отличия на достоверном уровне от выборки сельди Баренцева моря. При этом отличия между баренцевоморской и карской выборками были недостоверны (табл. 4, 5).

Таблица 2. Достоверность различий по индексам длины антеанального (aA/a) и антедорсального (aD/a) расстояний (обозначения выборок как в табл. 1). Различия достоверны ($p < 0,05$) — «+»; различия недостоверны ($p > 0,05$) — «-»; нет данных — «0»

aA/a \ aD/a	WhiteSiv	WhiteSeg	BarS	KaraS	OhotaS	PacO	JapS	YelS
WhiteSiv	xxxx	-	0	0	+	+	-	-
WhiteSeg	-	xxxx	0	0	+	-	-	-
BarS	+	+	xxxx	0	0	0	0	0
KaraS	+	+	+	xxxx	0	0	0	0
OhotaS	-	-	+	+	xxxx	+	-	+
PacO	-	-	+	+	+	xxxx	+	+
JapS	+	-	-	+	+	-	xxxx	-
YelS	+	-	-	+	+	+	-	xxxx

Таблица 3. Достоверность различий по индексам длины головы (ad/a) и наибольшей высоты тела (H/a) (обозначения выборок как в табл. 1). Различия достоверны ($p < 0,05$) — «+»; различия недостоверны ($p > 0,05$) — «-»

H/a \ ad/a	WhiteSiv	WhiteSeg	BarS	KaraS	OhotaS	PacO	JapS	YelS
White Siv	xxxx	+	+	-	+	+	-	-
WhiteSeg	-	xxxx	+	+	+	-	-	-
BarS	+	-	xxxx	-	+	0	0	0
KaraS	+	+	-	xxxx	+	0	0	0
OhotaS	+	+	+	+	xxxx	+	-	+
PacO	+	+	-	+	+	xxxx	+	+
JapS	+	+	+	+	+	-	xxxx	-
YelS	+	+	-	+	+	+	-	xxxx

Таблица 4. Достоверность различий по индексам межглазничного расстояния (io/ad) и длины нижней челюсти (ak/ad) (обозначения как в табл. 1). Различия достоверны ($p < 0,05$) — «+»; различия недостоверны ($p > 0,05$) — «-»; нет данных — «0»

ak/ad \ io/ad	WhiteSiv	WhiteSeg	BarS	KaraS	OhotaS
WhiteSiv	xxxx	+	0	0	+
WhiteSeg	-	xxxx	0	0	+
BarS	+	+	xxxx	0	0
KaraS	+	-	-	xxxx	0
OhotaS	-	-	+	+	xxxx

Таблица 5. Достоверность различий по индексу длины рыла (ae/ad) (обозначения как в табл. 1). Различия достоверны ($p < 0,05$) — «+»; различия недостоверны ($p > 0,05$) — «-»

ae/ad	WhiteSiv	WhiteSeg	BarS	KaraS	OhotaS
WhiteSiv	xxxx				
WhiteSeg	+	xxxx			
BarS	+	+	xxxx		
KaraS	-	+	-	xxxx	
OhotaS	+	+	+	+	xxxx

По индексу межглазничного расстояния (io/ad) сравнения не проводились в связи с малым объёмом данных.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Исследования особенностей популяционной структурированности мало позвоночной сельди по морфо-биологическим показателям проводятся с первой половины прошлого века. На основе полученных данных выделены отдельные в определённой степени репродуктивно самостоятельные группировки в различных частях ареала. Например, сельди заливов Белого моря

[Световидов, 1952; Лапин, 1978], сельди тихоокеанских акваторий [Шунтов, 1985; Науменко, 2001], получившая статус расы карская сельдь [Есипов, 1952] и др. Для сельди, а также для других представителей ихтиофауны демонстрируется роль факторов среды в формировании, в том числе, морфометрических характеристик [Световидов, 1944, 1948, 1952; Алеев, 1963].

Эколого-биологическая характеристика группировок мало позвоночной сельди даёт перспективные результаты исследования современных особенностей адаптационных процессов в популяциях, особенностей ос-

военный акваторий различных регионов, специфики и механизмов процессов формообразования.

Представленные в данной работе выборки тихоокеанской сельди представляют три зоогеографические зоны: арктическую (WhiteSiv, WhiteSeg, BarS, KaraS, LaptevS, ChukS), бореальную (BeringS, OhtaS, PacO), субтропическую (JapS, YelS) [Кафанов, Кудряшов, 2000], кардинально отличающиеся температурными условиями.

Темп роста в выборках субтропической зоны был выше этого показателя в выборках из арктической зоны. При этом наиболее высокий темп роста отмечен в бореальной зоне (рис. 5), что согласуется с представлениями о наиболее высоких показателях роста при оптимальных значениях температурного фактора [Бретт, 1983].

Известно, что в ряде случаев особенности изменчивости отдельных меристических признаков связаны с изменчивостью экологических факторов, в частности, температуры. Наиболее отчётливо это показано на количестве позвонков у атлантической трески на ареале [Шмидт, 1947], изменяющемся от 51 до 55. Наименьшее количество позвонков

отмечается в более тёплых водах (изотерма 10 °С), наибольшее количество позвонков показано для атлантической трески из акваторий с температурами, близкими к 0 °С, например, лабрадорско-ньюфаундлендский регион [Постолакий, 1962].

К сожалению, мы пока не можем выявить для тихоокеанской сельди такой чёткой связи между региональными температурными условиями и значениями меристических признаков. Так, например, мы не наблюдаем достоверных различий по количеству позвонков между холодными Белым, Карским морями и гораздо более тёплым Жёлтым морем. Подтверждают это также и результаты проведённого многомерного анализа.

Одна из причин может быть связана с выбором группировками сельди в различных водоёмах оптимальных для сельди температурных условий путём осуществления сезонных миграций [Алтухов, 1958; Кириллов, 1972; Нау et al., 2001]. Это хорошо демонстрируют изменения времени нереста, когда температура является фактором, регулирующим определение периода икротения сельди. Так, низкие температуры арктических морей, позднее распаление льдов

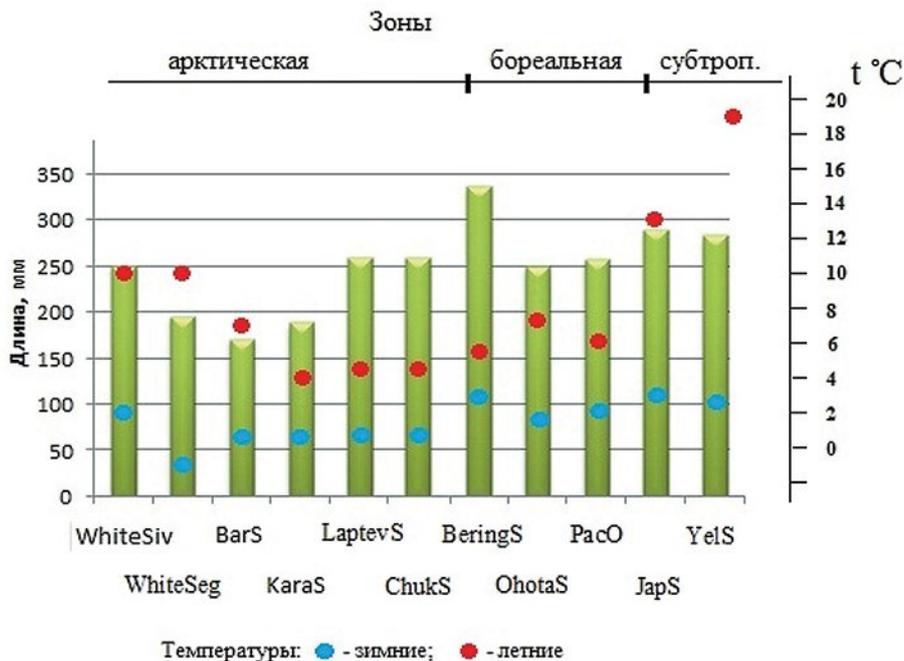


Рис. 5. Линейный рост (стандартная длина, мм) в группировках малопозвонковой сельди (возраст 4 года) в различных зоогеографических зонах (обозначения как в табл. 2)

стимулируют смещение нерестового периода с весны на летние месяцы и даже начало осени [Кириллов, 1972; Tang, 1991; Jin, 1996; Смирнов, 2009; Овчинников и др., 2018]. Тауйская губа Охотского моря характеризуется различной степенью распреснения (5–28‰) [Галкина, 1960; Панфилов, Черешнев, 2006] и отрицательными температурами вод в весенний период, формирующимися на фоне относительно небольших глубин и воздействия зимних муссонов, приносящих переохлаждённый воздух с сухопутных территорий. Такие условия стимулируют более поздний нерест сельди в Тауйской губе Охотского моря, происходящий на растительном субстрате, главным образом, в конце мая — начале июня при оптимальных температурах 2–6 °С [Овчинников и др., 2018]. Жёлтое море, находящееся фактически на границе тропической области [Микулин, 2003], характеризуется высокими летними температурами и именно в литоральной-сублиторальной зоне, к которой приурочено распределение нерестилищ тихоокеанской сельди. По этой причине нерест сельди приходится на конец зимы — раннюю весну (февраль-март) с температурами в пределах 0–6 °С [Hay et al., 2001].

Таким образом, выравнивание в определённых пределах температурных условий за счёт изменения времени нереста различных группировок сельди на ареале, возможно, способствует в определённой степени выравниванию значений счётных признаков (позвонки, лучи в плавниках), количественные показатели которых определяются в раннем онтогенезе.

Современная область обитания тихоокеанской малопозвонковой сельди условно может быть представлена двумя субъединицами: древний ареал (возраст около 5 млн лет) (прибрежье Северной Пацифики) и новообразованный ареал (возраст около 6 тыс. лет) — (шельфовые зоны Берингова, Охотского, Жёлтого морей, арктическое побережье Евразии). Сельди древней составляющей ареала характеризуются сходными наибольшими значениями размерно-весовых показателей (более 35 см в длину и 500 г массы), продолжительностью жизни

более 16 лет, половое созревание у них происходит в возрасте 4–6 лет. Нерестятся они весной с февраля по май при оптимальных температурах 4–6 °С [Промысловые рыбы ..., 2006; Смирнов, 2009; Hay et al., 2001]. Отдельные группировки сельди новообразованных ареалов отличаются меньшими значениями максимальных длины и массы, сниженной продолжительностью жизни и более ранним созреванием [Есипов, 1952; Алтухов и др., 1958; Кириллов, 1972; Hay et al., 2001], что, по мнению ряда авторов, является результатом неблагоприятного воздействия факторов среды [Майр, 1968, 1974; Бобырев и др., 2012; Карабанов, 2013; Петухов и др., 2016].

Исследование выполнено при частичной финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-04-00244.

ЛИТЕРАТУРА

- Аверинцев С.В. 1927. Сельди Белого моря // Тр. научн. ин-та рыбн. х-ва, т. 2, вып. I. С. 41–77.
- Алеев Ю.Г. 1963. Функциональные основы внешнего строения рыб. М.: Изд-во АН СССР. 247 с.
- Алтухов К.А., Михайловская А.А., Мухомедияров Ф.Б., Надежин В.М., Новиков П.И., Паленичко З.Г. 1958. Рыбы Белого моря. Петрозаводск: ГИЗ Карельской АССР. 162 с.
- Андряшиев А.П. 1954. Рыбы северных морей СССР. М.-Л. Изд-во АН СССР. 567 с.
- Бобырев А.Е., Бурменский В.А., Криксунов Е.А., Медвинский А.Б., Нуриева Н.И., Русаков А.В. 2012. Анализ колебаний численности популяций промысловых рыб в Псковско-Чудском озере // Биофизика. Т. 57, № 1. С. 140–145
- Берг Л.С. 1934. Об амфибореальном распространении морской фауны в Северном полушарии // Известия географического общества. Т. 16. С. 71–79.
- Бретт Дж. Р. 1983. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб. М.: Лёгкая и пищ. пром-сть. С. 275–345. (Bioenergetics and Growth. / W.S. Hoar, D.J. Randall, J.R. Brett eds. N.-Y.: Academic Press).
- Галкина Л.А. 1960. Размножение и развитие охотской сельди // Известия ТИНРО. Т. 46. С. 3–40.
- Горбачев В.В., Черноиванова Л.А., Панфилова П.Н., Трофимов И.К., Батанов Р.Л., Чикилев В.Г., Бонк А.А., Нехаев И.О., Соловчук Л.Л., Вакатов А.В. 2012. Филогеография тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii*) некоторых морей Евразии // Генетика. Т. 48. № 9. С. 1091–1097.
- Дерюгин К.М. 1928. Фауна Белого моря и условия её существования. Исследования фауны морей ГГИ. Вып. 7–8. 510 с.

- Дерюгин К.М. 1929. Фауна Белого моря и условия её происхождения // Природа. № 9. С. 17–28.
- Есипов В.К. 1952. Рыбы Карского моря. М.: Изд-во АН СССР. 146 с.
- Ивантер Э.В., Коросов А.В. 2003. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Петр.ГУ. 304 с.
- Карабанов Д.П. 2013. Генетические адаптации черноморско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae). Воронеж: Изд-во «Научная книга». 179 с.
- Картавцев Ю.Ф., Рыбникова И.Г. 1999. Генетическое и морфобиологическое исследование популяций тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* из Японского и Охотского морей // Генетика. Т. 35. № 8. С. 1093–1103.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А. 2000. Морская биогеография. М.: Наука. 176 с.
- Кириллов Ф.Н. 1972. Рыбы Якутии. М.: Наука. 359 с.
- Курносоев Д.С., Орлова С.Ю., Смирнова М.А. 2016. Генетическая изменчивость тихоокеанской сельди (*Clupea pallasii* Val.) Охотского моря и озера Айнского по микросателлитным локусам // Известия ТИНРО. Т. 187. С. 116–121.
- Лалин Ю.Е. 1978. Общая характеристика сельди Белого моря // Экология рыб Белого моря. М.: Наука. С. 37–52.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с. (Mayr E. Animal species, and evolution. 1963. Harvard Univer. Press Cambridge, Mass.).
- Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 460 с. (Mayr E. Populations, species, and evolution. 1970. Harvard Univer. Press Cambridge, Mass.).
- Микулин А.Е. 2003. Зоогеография рыб. М.: Изд-во ВНИРО. 436 с.
- Науменко Н.И. 2001. Биология и промысел морских сельдей Дальнего Востока. Петропавловск-Камчатский: Камчатский печатный двор. 330 с.
- Овчинников В.В., Смирнов А.А., Волобуев В.В., Голованов И.С., Коршукова А.М., Панфилов А.М., Прикоки О.В. 2018. Основные промысловые рыбы Магаданской области: биология, экология, запасы, уловы. Владивосток: Дальпресс. 156 с.
- Орлова С.Ю., Курносоев Д.С., Чикурова Е.А., Щепетов Д.М. 2019. Генетические отношения озёрной и морской форм тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* // Вопросы ихтиологии. Т. 59. № 6. С. 639–639.
- Павлов Д.С., Савваитова К.А., Кузищин К.В., Груздева М.А., Павлов С.Д., Медников Б.М., Максимов С.В. 2001. Тихоокеанские благородные лососи и форели Азии. М.: Научный мир. 200 с.
- Панфилов А.М., Черешнев И.А. 2006. Тихоокеанская сельдь // Ландшафты, климат и природные ресурсы Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука. С. 418–425.
- Петухов С.Ю., Толмачева Ю.П., Богданов Б.Э. 2016. Морфобиологическая характеристика байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* оз. Гитара (система р. Куркула, Северный Байкал) // Гидробиологический журнал. Т. 52. № 4. С. 64–71.
- Постолакий А.И. 1962. Биология трески районов Лабрадора и Ньюфаундленда // Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана. М.: ВНИРО. С. 345–354.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть. 376 с.
- Промысловые рыбы России. 2006. / Под ред. О.Ф. Гриценко, А.Н. Котляра, Б.Н. Котенева. М.: Изд-во ВНИРО. Т. 1. 540 с.
- Световидов А.Н. 1944. О чертах сходства и различия в распространении, экологии и некоторых других особенностях между треской и океанической сельдью // Зоологический журнал. Т. 23. Вып. 4. С. 146–155.
- Световидов А.Н. 1948. Трескообразные // Фауна СССР. Рыбы. Т. 9. Вып. 4. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 221 с.
- Световидов А.Н. 1952. Фауна СССР. Рыбы. Сельдевые. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т. 2. Вып. 1. 331 с.
- Семенова А.В., Андреева А.П., Карнов А.К., Новиков Г.Г. 2006. Генетическая дифференциация весенне- и летненерестующих малопозвонковых сельдей рода *Clupea* в Кандалакшском заливе Белого моря // Труды ББС МГУ. Т. 10. С. 187–195.
- Семенова А.В., Строганов А.Н., Смирнов А.А., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А. 2014. Генетическая изменчивость сельдей *Clupea pallasii* Охотского моря по микросателлитным маркерам // Генетика. Т. 50. № 2. С. 197–202.
- Семенова А.В., Строганов А.Н., Афанасьев К.И., Рубцова Г.А., Жукова К.А., Смирнов А.А. 2018. Микросателлитная изменчивость тихоокеанской сельди *Clupea pallasii* Valenciennes 1847 Охотского и Берингова морей // Генетика. Т. 54. № 3. С. 349–360.
- Смирнов А.А. 2009. Гижигинско-камчатская сельдь. Магадан: МагаданНИРО. 149 с.
- Смирнов А.А. 2014. Биология, распределение и состояние запасов гижигинско-камчатской сельди. Магадан: МагаданНИРО. 170 с.
- Строганов А.Н., Семенова А.В., Рыбаков М.О., Смирнов А.А. 2021. Изменчивость морфобиологических характеристик в арктических и тихоокеанских популяциях тихоокеанской сельди *Clupea pallasii*. Вопросы ихтиологии (в печати)
- Урбах В.Ю. 1963. Математическая статистика для биологов и медиков. М.: АН СССР. 324 с.
- Шмидт П.Ю. 1947. Миграции рыб. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 362 с.
- Шунтов В.П. 1985. Биологические ресурсы Охотского моря. М.: Агропромиздат. 224 с.

- Grant W.S. 1984. Biochemical population genetics of Atlantic herring *Clupea harengus* // *Copeia*. № 2. P. 357–364.
- Grant W.S., Liu M., Gao T., Yanagimoto T. 2012. Limits of Bayesian skyline plot analysis of mtDNA sequences to infer historical demographies in Pacific herring (and other species) // *Mol. Phylog. Evol.* V. 65. P. 203–212.
- Hay D.E., Toresen R., Stephenson R., Thompson M., Claytor R., Funk F., Ivshina E., Jakobsson J., Kobayashi T., McQuinn I., Melvin G., Molloy J., Naumenko N., Oda K.T., Parmanne R., Power M., Radchenko V., Schweigert J., Simmonds J., Sjöstrand B., Stevenson D.K., Tanasichuk R., Tang Q., Watters D.L., Wheeler J. 2001. Taking Stock: An Inventory and Review of World Herring Stocks in 2000 // *Herring: Expectations for a New Millennium*. Alaska Sea Grant College Program AK-SG-01-04, P. 381–454.
- Jin X. 2006. People's Republic of China. Yellow Sea Fisheries Research Institute, 106 Nanjung Road, Qingdao 266071, China. Email: jin@ysfri.ac.cn. P. 85–99. Accessible via: https://www.pices.int/publications/scientific_reports/Report35/Sci_Rep_35_China_pp85_99.pdf 28.09.2020
- Jin X. 1996. Variations in fish community structure and ecology of major species in the Yellow Bohai Sea. Ph.D. thesis, University of Bergen, Norway. 47 p.
- Liu M., Wang Y.J., Gao T.X., Yanagimoto T., Zhuang Z.M., Sakurai Y. 2007. Morphological comparison of Pacific Herring *Clupea pallasii* in China and Japan // *J. Ocean Univ. China*. V. 37. P. 131–136.
- Semenova A.V., Stroganov A.N., Afanasiev K.I., Rubtsova G.A. 2015. Population structure and variability of Pacific herring (*Clupea pallasii*) in the White Sea, Barents and Kara Seas revealed by microsatellite DNA analyses // *Polar. biol.* V. 38. № 7. P. 951–965.
- Tang Q. 1991. Yellow Sea herring // *Marine Fisheries Biology* (ed.: J. Deng, Q. Zhao). China: Agriculture Press. P. 296–356.

Поступила в редакцию 20.02.2020 г.
Принята после рецензии 14.10.2020 г.

Commercial species and their biology

On the effect of environmental factors on the formation of variability of the Pacific herring in the area from the White to the Yellow Seas

A. N. Stroganov¹, A. V. Semenova¹, M. O. Rybakov², A. A. Smirnov³

¹ M.V. Lomonosov Moscow State University (FSBEI HE «MSU»), Moscow, Russia

² Polar Branch of FSBSI «VNIRO» (N.M. Knipovich «PINRO»), Murmansk, Russia

³ Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (FSBSI «VNIRO»), Moscow, Russia; North-Eastern State University (FSBEI HE «NESU»), Magadan, Russia

Pacific herring *Clupea pallasii* Val. — an important commercial species, the range of which covers not only the boreal waters of the Asian and American coasts of the Pacific Ocean, but also extends to the coastal waters of northern Eurasia. The article examines the features of the ecological, biological, morphological variability of the Pacific herring in the extended range from the White to the Yellow Seas, covering the waters of the Arctic, boreal, subtropical zones. The modern habitat of the Pacific herring is represented by two subunits: the ancient range (about 5 million years old) (the coastal area of the North Pacific) and the newly formed range (about 6 thousand years old) — (shelf zones of the Bering, Okhotsk, Yellow Seas, the Arctic coast of Eurasia). The highest growth rate is characteristic of herring in the boreal zone; the lowest values were found for herring from the Kara Sea and the White Sea spring-spawning herring. The results of multivariate discriminant analysis illustrate the similarity of Pacific herring in different areas of the range in terms of a set of meristic characters. The features of changes in the temporal characteristics of the spawning period in Pacific herring in different parts of the range are considered.

Keywords: Pacific herring *Clupea pallasii*, intraspecific structure, bioanalysis, morphometry

DOI: 10.36038/2307-3497-2020-181-69-83

REFERENCES

- Averintsev S. V. 1927. Sel'di Belogo morya [Herring of the White Sea] // Tr. nauchn. in-ta rybn. kh-va, t. 2, vyp. I, 41–77.
- Aleev Yu. G. 1963. Funktsional'nye osnovy vneshnego stroeniya ryb [Functional foundations of the external structure of fish]. M.: Izd-vo AN SSSR. 247 s.
- Altukhov K. A., Mikhajlovskaya A. A., Mukhomediyarov F. B., Nadezhin V. M., Novikov P. I., Palenichko Z. G. 1958. Ryby Belogo morya [Fish of the White Sea]. Petrozavodsk: GIZ Karel'skoj ASSR. 162 s.
- Andriyashv A. P. 1954. Ryby severnykh morej SSSR [Fish of the northern seas of the USSR]. M.-L. Izd-vo AN SSSR. 567 s.
- Bobyrev A. E., Burmenskij V. A., Kriksunov E. A., Medvinskij A. B., Nurieva N. I., Rusakov A. V. 2012. Analiz kolebanij chislennosti populyatsij promyslovykh ryb v Pskovsko-CHudskom ozere [Analysis of fluctuations in the population of commercial fish in the Pskov-Peipsi lake] // Biofizika. T. 57, № 1, S. 140–145.
- Berg L. S. 1934. Ob amfiboreal'nom rasprostranении morskoj fauny v Severnom polusharii [Amphiboreal distribution of marine fauna in the Northern Hemisphere] // Izvestiya geograficheskogo obshchestva. T. 16. S. 71–79.
- Brett Dzh. R. 1983. Faktory sredy i rost [Environmental factors and growth] // Bioenergetika i rost ryb. M.: Legkaya i pishch. prom-st'. S. 275–345. (Bioenergetics and Growth. / W. S. Hoar, D. J. Randall, J. R. Brett eds. N.-Y.: Academic Press).

- Galkina L.A. 1960. Razmnozhenie i razvitie okhotskoj sel'di [Reproduction and development of the Okhotsk herring] // Izvestiya TINRO. T. 46. S. 3–40.
- Gorbachev V.V., Chernovanova L.A., Panfilova P.N., Trofimov I.K., Batanov R.L., Chikilev V.G., Bonk A.A., Nekhaev I.O., Solovenchuk L.L., Vakotov A.V. 2012. Filogeografiya tikhookeanskoj sel'di (*Clupea pallasii*) nekotorykh morej Evrazii [Pacific herring (*Clupea pallasii*) of some seas of Eurasia] // Genetika. T. 48. № 9. S. 1091–1097.
- Deryugin K.M. 1928. Fauna Belogo morya i usloviya ee sushchestvovaniya. Issledovaniya fauny morej GGI [Fauna of the White Sea and the conditions of its existence. Research of the sea fauna of the SGI]. Vyp. 7–8. 510 s.
- Deryugin K.M. 1929. Fauna Belogo morya i usloviya ee proiskhozhdeniya [Fauna of the White Sea and the conditions of its existence] // Priroda. № 9. S. 17–28.
- Esipov V.K. 1952. Ryby Karskogo morya [Fish of the Kara Sea]. M.: Izd-vo AN SSSR. 146 s.
- Ivanter Eh.V., Korosov A.V. 2003. Vvedenie v kolichestvennyu biologiyu [Introduction to Quantitative Biology]. Petrozavodsk: Petr.GU. 304 s.
- Karabanov D.P. 2013. Geneticheskie adaptatsii chernomorsko-kaspijskoj tyul'ki *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae) [Генетические адаптации черно-морско-каспийской тюльки *Clupeonella cultriventris* (Nordmann, 1840) (Actinopterygii: Clupeidae)]. Voronezh: Izd-vo «Nauchnaya kniga». 179 s.
- Kartavtsev Yu.F., Rybnikova I.G. 1999. Geneticheskoe i morfolobicheskoe issledovanie populyatsij tikhookeanskoj sel'di *Clupea pallasii* iz YAponnskogo i Okhotskogo morej [Genetic and morphobiological study of Pacific herring (*Clupea pallasii*) populations from the seas of Japan and Okhotsk] // Genetika. T. 35. № 8. S. 1093–1103.
- Kafanov A.I., Kudryashov V.A. 2000. Morskaya biogeografiya [Marine biogeography]. M.: Nauka. 176 s.
- Kirillov F.N. 1972. Ryby YAkutii [Fish of Yakutia]. M.: Nauka. 359 s.
- Kurnosov D.S., Orlova S.YU., Smirnova M.A. 2016. Geneticheskaya izmenchivost' tikhookeanskoj sel'di (*Clupea pallasii* Val.) Okhotskogo morya i ozera Ajnskogo po mikrosatelitnym lokusam [Genetic variability of the Pacific herring (*Clupea pallasii* Val.) Of the Sea of Okhotsk and Lake Ainsky by microsatellite loci] // Izvestiya TINRO. T. 187. S. 116–121.
- Lapin Yu.E. 1978. Obshchaya kharakteristika sel'di Belogo morya [General characteristics of the White Sea herring] // EHkologiya ryb Belogo morya. M.: Nauka. S. 37–52.
- Majr Eh. 1968. Zoologicheskij vid i ehvolyutsiya. M.: Mir. 597 s. (Mayr E. Animal species, and evolution. 1963. Harvard Univer. Press Cambridge, Mass.).
- Majr Eh. 1974. Populyatsii, vidy i ehvolyutsiya. M.: Mir. 460 s. (Mayr E. Populations, species, and evolution. 1970. Harvard Univer. Press Cambridge, Mass.).
- Mikulin A.E. 2003. Zoogeografiya ryb [Zoogeography of fish]. M.: Izd-vo VNIRO. 436 s.
- Naumenko N.I. 2001. Biologiya i promysel morskikh sel'dej Dal'nego Vostoka [Biology and fishery of sea herring in the Far East]. Petropavlovsk-Kamchatskij: Kamchatskij pechatnyj dvor. 330 s.
- Ovchinnikov V.V., Smirnov A.A., Volobuev V.V., Golovanov I.S., Korshukova A.M., Panfilov A.M., Prikoki O.V. 2018. Osnovnye promyslovye ryby Magadanskoj oblasti: biologiya, ehkologiya, zapasy, ulovy [The main commercial fish of the Magadan region: biology, ecology, reserves, catches]. Vladivostok: Dal'press. 156 s.
- Orlova S. Yu., Kurnosov D.S., Chikurova E.A., Shchepetov D.M. 2019. Geneticheskie otnosheniya ozernoj i morskoy form tikhookeanskoj sel'di *Clupea pallasii* [Genetic relationships of the lake and sea form of the Pacific herring *Clupea pallasii*] // Voprosy ikhtologii. T. 59. № 6. S. 639–639.
- Pavlov D.S., Savvaitova K.A., Kuzishchin K.V., Gruzdeva M.A., Pavlov S.D., Mednikov B.M., Maksimov S.V. 2001. Tikhookeanskie blagorodnye lososi i foreli Azii [Pacific generous salmon and trout of Asia]. M.: Nauchnyj mir. 200 s.
- Panfilov A.M., Chereshnev I.A. 2006. Tikhookeanskaya sel'd' [Pacific herring] // Landshafty, klimat i prirodnye resursy Taujskoj guby Okhotskogo morya. Vladivostok: Dal'nauka. S. 418–425.
- Petukhov S. Yu., Tolmacheva Yu.P., Bogdanov B. Eh. 2016. Morfolobicheskaya kharakteristika bajkal'skogo khariusy *Thymallus baicalensis* oz. Gitara (sistema r. Kurkula, Severnyj Bajkal) [Morphobiological characteristics of the Baikal grayling *Thymallus baicalensis* Lake Guitar (Kurkula river system, North Baikal)] // Hidrobiologicheskij zhurnal. T. 52. № 4. S.64–71.
- Postolakij A.I. 1962. Biologiya treski rajonov Labradora i N'yufandlenda [Cod biology of the Labrador and Newfoundland regions] // Sovetskie rybokhozyajstvennye issledovaniya v severo-zapadnoj chasti Atlanticheskogo okeana. M.: VNIRO. S. 345–354.
- Pravdin I.F. 1966. Rukovodstvo po izucheniyu ryb [Fish Study Guide]. M.: Pishch. prom-st'. 376 s.
- Promyslovye ryby Rossii [Commercial fish of Russia]. 2006. / pod. red. O.F. Gritsenko, A.N. Kotlyara, B.N. Koteneva. M.: Izd-vo VNIRO. T. 1. 540 s.
- Svetovidov A.N. 1944. O chertakh skhodstva i razlichiya v rasprostranenii, ehkologii i nekotorykh drugikh osobennostyakh mezhdru treskoj i okeanicheskoy sel'd'yu [On similarities and differences in distribution, ecology and some other features between cod and ocean herring] // Zool. zhurnal. T. 23. Vyp. 4. S. 146–155.

- Svetovidov A.N. 1948. Treskoobraznye [Gadiformes] // Fauna SSSR. Ryby. T. 9. Vyp. 4. M.-L.: Izd-vo AN SSSR. 221 s.
- Svetovidov A.N. 1952. Fauna SSSR. Ryby. Sel'devye [Fauna of the USSR. Fishes. Herring]. M.-L.: Izd-vo AN SSSR. T. 2. Vyp. 1. 331 s.
- Semenova A. V., Andreeva A. P., Karpov A. K., Novikov G. G. 2006. Geneticheskaya differentsiatsiya vesenne- i letnenerestuyushchikh malopozvonkovykh sel'dej roda *Clupea* v Kandalakshskom zalive Belogo morya [Genetic differentiation of spring-spawning and summer-spawning low-vertebrate herring and genus *Clupea* in the Kandalaksha Bay of the White Sea] // Trudy BBS MGU. T. 10. S. 187–195.
- Semenova A. V., Stroganov A. N., Smirnov A. A., Afanas'ev K. I., Rubtsova G. A. 2014. Geneticheskaya izmenchivost' sel'dej *Clupea pallasii* Okhotskogo morya po mikrosatellitnym markeram [Genetic variability of herring *Clupea pallasii* of the Sea of Okhotsk by microsatellite markers] // Genetika. T. 50. № 2. S. 197–202.
- Semenova A. V., Stroganov A. N., Afanas'ev K. I., Rubtsova G. A., Zhukova K. A., Smirnov A. A. 2018. Mikrosatellitnaya izmenchivost' tikhookeanskoj sel'di *Clupea pallasii* Valenciennes 1847 Okhotskogo i Beringova morej [Microsatellite variability of the Pacific herring *Clupea pallasii* Valenciennes 1847 in the Sea of Okhotsk and Bering] // Genetika. T. 54. № 3. S. 349–360.
- Smirnov A. A. 2009. Gizhiginsko-kamchatskaya sel'd' [Gizhiginsko-Kamchatka herring]. Magadan: MagadanNIRO. 149 s.
- Smirnov A. A. 2014. Biologiya, raspredelenie i sostoyanie zapasov gzhiginsko-kamchatskoj sel'di [Biology, distribution and state of stocks of Gizhiginsko-Kamchatka herring]. Magadan: MagadanNIRO. 170 s.
- Stroganov A. N., Semenova A. V., Rybakov M. O., Smirnov A. A. 2021. Izmenchivost' morfobiologicheskikh kharakteristik v arkticheskikh i tikhookeanskikh populyatsiyakh tikhookeanskoj sel'di *Clupea pallasii* [Variability of morphobiological characteristics in the Arctic and Pacific populations of the Pacific herring *Clupea pallasii*]. Voprosy ikhtiologii (v pečati)
- Urbakh V. Yu. 1963. Matematicheskaya statistika dlya biologov i medikov [Mathematical statistics for biologists and physicians]. M.: AN SSSR. 324 s.
- Shmidt P. Yu. 1947. Migratsii ryb [Fish migration]. M.-L.: Izd-vo AN SSSR. 362 s.
- Shuntov V. P. 1985. Biologicheskie resursy Okhotskogo morya [Biological resources of the Sea of Okhotsk]. M.: Agropromizdat. 224 s.
- Grant W. S. 1984. Biochemical population genetics of Atlantic herring *Clupea harengus* // Copeia. N. 2. P. 357–364.
- Grant W. S., Liu M., Gao T., Yanagimoto T. 2012. Limits of Bayesian skyline plot analysis of mtDNA sequences to infer historical demographies in Pacific herring (and other species) // Mol. Phylog. Evol. V. 65. P. 203–212.
- Hay D. E., Toresen R., Stephenson R., Thompson M., Claytor R., Funk F., Ivshina E., Jakobsson J., Kobayashi T., McQuinn I., Melvin G., Molloy J., Naumenko N., Oda K. T., Parmanne R., Power M., Radchenko V., Schweigert J., Simmonds J., Sjöstrand B., Stevenson D. K., Tanasichuk R., Tang Q., Watters D. L., Wheeler J. 2001. Taking Stock: An Inventory and Review of World Herring Stocks in 2000 // Herring: Expectations for a New Millennium. Alaska Sea Grant College Program AK-SG-01-04, P. 381–454.
- Jin X. 2006. People's Republic of China. Yellow Sea Fisheries Research Institute, 106 Nanjung Road, Qingdao 266071, China. Email: jin@ysfri.ac.cn. P. 85–99. Accessible via: https://www.pices.int/publications/scientific_reports/Report35/Sci_Rep_35_China_pp85_99.pdf 28.09.2020
- Jin X. 1996. Variations in fish community structure and ecology of major species in the Yellow Bohai Sea. Ph.D. thesis, University of Bergen, Norway. 47 p.
- Liu M., Wang Y. J., Gao T. X., Yanagimoto T., Zhuang Z. M., Sakurai Y. 2007. Morphological comparison of Pacific Herring *Clupea pallasii* in China and Japan // J. Ocean Univ. China. V. 37. P. 131–136.
- Semenova A. V., Stroganov A. N., Afanasiev K. I., Rubtsova G. A. 2015. Population structure and variability of Pacific herring (*Clupea pallasii*) in the White Sea, Barents and Kara Seas revealed by microsatellite DNA analyses // Polar. biol. V. 38. № 7. P. 951–965.
- Tang Q. 1991. Yellow Sea herring // Marine Fisheries Biology (ed.: J. Deng, Q. Zhao). China: Agriculture Press. P. 296–356.

TABLE CAPTIONS

- Table 1.** Characteristics of the material used in the work (a reference is given in brackets in case of attracting material from literary sources)
- Table 2.** Significance of differences in the length indices of the anteanal (aA / a) and antedorsal (aD / a) distances. (sample designations, as in Table 1). Differences are significant ($p < 0.05$) «+»; differences are insignificant ($p > 0.05$) «-»; no data «0»
- Table 3.** Significance of differences in indices of head length (ad / a) and maximum body height (H / a) (sample designations, as in Table 1). Differences are significant ($p < 0.05$) «+»; differences are insignificant ($p > 0.05$) «-»
- Table 4.** Significance of differences in the indices of the interorbital distance (io / ad) and length of the lower jaw (ak / ad) (designations as in Table 1). Differences are significant ($p < 0.05$) «+»; differences are insignificant ($p > 0.05$) «-»; no data «0»
- Table 5.** Significance of differences in snout length index (ae / ad) (designations as in Table 1). Differences are significant ($p < 0.05$) «+»; differences are insignificant ($p > 0.05$) «-»

FIGURE CAPTIONS

- Fig. 1.** Areas of collection of material (designations as in table 1)
- Fig. 2.** Linear growth (standard length, mm) in the groups of the invertebrate herring of different areas of the range (designations as in table 1)
- Fig. 3.** Meristic characteristics in samples of the invertebrate herring from various parts of the range: A —number of vertebrae; B —the number of rays in D; B —the number of rays in A
- Fig. 4.** Scatter plot for canonical values (95% level). Meristic signs (number of vertebrae, number of rays in D and A) for samples of the invertebrate herring of the Yellow, Okhotsk, Japan, Barents and White Seas
- Fig. 5.** Linear growth (standard length, mm) in groups of lowvertebratel herring (age 4 years) in various zoogeographic zones (designations as in table 2)