

На правах рукописи

МАРЧЕНКО СЕРГЕЙ ЛЕОНИДОВИЧ

**ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА
ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (WALBAUM)
СЕВЕРНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ**

Специальность 03.00.10 - ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'S. Marchenko', written in a cursive style.

Владивосток - 2004

Работа выполнена в лаборатории лососевых экосистем Федерального государственного унитарного предприятия «Магаданский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГУП «МагаданНИРО»)

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Вячеслав Николаевич Иванков

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Вячеслав Петрович Шунтов

кандидат биологических наук, с.н.с.

Валерий Александрович Паренский

Ведущая организация: Федеральное государственное унитарное предприятие «Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГУП «КамчатНИРО»)

Защита диссертации состоится 23 декабря 2004 г. в 10 часов на заседании диссертационного совета Д 307.012.01 при Тихоокеанском научно-исследовательском рыбохозяйственном центре (ТИНРО-центр) по адресу: 690950, г. Владивосток, ГСП, переулок Шевченко, 4, факс. (42-32) 300-751.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра (ТИНРО-центр).

А автореферат разослан «²⁰» ноября 2004 г.

Ученый секретарь диссертационного совета
кандидат биологических наук



О.С. Темных

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Среди тихоокеанских лососей горбуша является наиболее многочисленным видом. Ее ежегодный вылов на Дальнем Востоке составляет около 80% от общей добычи лососей (Bull. NPAFC, 1979). Наиболее многочисленные подходы горбуши в Азии наблюдаются в ржи Западной и Северо-Восточной Камчатки, Юго-Восточного Сахалина и Курильских о-вов.

Несмотря на продолжительный период исследования, горбуша северного побережья Охотского моря изучена слабо. В настоящее время в литературе имеются лишь отрывочные сведения об ее географической подразделенности (Клоков, 1970; Клоков, Фроленко, 1970; Голованов, 1983; Ионов, 1983), биологической (Ионов, 1987; Волобуев и др., 1998) и экологической (Ионов, 1987) структуре, а также об ее естественном воспроизводстве (Голованов, 1982, 2001) и генетическом разнообразии (Глубоковский и др., 1989; Макоедов и др., 1993; Пустовойт, 1999).

Отсутствие обобщающей работы, содержащей сведения о популяционной структуре, географической и экологической изменчивости горбуши северного побережья Охотского моря, в значительной мере определили актуальность исследования.

Цель и задачи работы. Цель данной работы - исследование биологии и популяционной структуры горбуши северного побережья Охотского моря для повышения эффективности управления ее запасами.

Для достижения поставленной цели нами решались следующие задачи:

- анализ многолетних материалов, отражающих сроки и динамику нерестовой миграции и биологических характеристик горбуши северного побережья Охотского моря;
- исследование географической и экологической (в частности темпоральной) изменчивости североохотской горбуши;
- подготовка практических рекомендаций по повышению эффективности управления запасами североохотской горбуши.

Научная новизна. Диссертация является работой, в которой впервые проведен комплексный анализ биологической структуры североохотской горбуши.



У североохотской горбуши выявлены как географические, так и темпоральные группировки.

Выяснено, что временная структура североохотской горбуши представляет собой ряд последовательно заходящих на нерест группировок, сроки анадромной миграции которых существенно перекрываются.

Определены границы и объем локальных стад горбуши северного побережья Охотского моря.

Горбуша из рек, составляющих нерестовый фонд одного локального стада (популяционной системы, племени), как правило, четко различается по биологическим характеристикам, т.е. локальные стада состоят из нескольких достаточно самостоятельных локальных популяций.

Популяционная структура североохотской горбуши соответствует концепции локального стада и представлена пятью уровнями: смежные поколения — темпоральные (сезонные) группировки - локальные стада (популяционные комплексы, племена) - локальные популяции - демы.

Практическое значение работы. Выявленные особенности биологии и популяционной структуры в известной степени восполняют пробел в изучении горбуши северного побережья Охотского моря и создают условия для повышения эффективности регулирования ее запасов. Результаты исследования используются при организации рыбохозяйственных исследований, подготовке прогнозов ОДУ, при планировании, проведении и корректировке лососевых путин, а также в качестве основы для суждения о закономерностях динамики популяций.

Защищаемые положения. У североохотской горбуши существуют как географическая, так и темпоральная подразделенность.

Темпоральная структура представлена рядом (до 4) последовательно приходящих на нерест популяций, сроки нерестовой миграции которых существенно перекрываются.

Географическая структура представлена 4 локальными стадами (популяционными комплексами, племенами): гижигинским, ямским, ольским и тауйским.

Локальные стада (популяционные комплексы, племена) североохотской горбуши состоят из нескольких локальных популяций, воспроизводящихся в отдель-

ных нерестовых водоемах, которые достаточно обособлены для поддержания собственного гомеостаза, выражающегося в различиях по биологическим показателям. В силу сходства динамики численности и условий обитания (в частности в ранний морской период жизни), объединяются в состав чокального стада.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на отчетных сессиях МагаданНИРО (Магадан, 1998, 2000-2003), ТИНРО-центра (Владивосток, 1999, 2004); на региональных конференциях по экологии, морской биологии и биотехнологии по программе «Интеграция» (Владивосток: ДВГУ, 1997, 1999, 2001), конференции молодых ученых (Владивосток: ТИНРО-центр, 1999); региональных научно-практических конференциях «Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения» (Магадан, 1998, 2003); Международном семинаре, посвященном памяти акад. Е.М. Крепса «Адаптация животных и растений к условиям арктических морей» (Мурманск, 1999); научной конференции «Биологическое разнообразие животных Сибири» (Томск, 1999): 10 ежегодном заседании PICES (Victoria, Canada, 2001); Международной конференции «Современные проблемы физиологии и экологии морских животных» (Ростов-на-Дону, 2002); на Чтениях, посвященных памяти В.Я. Леванидова (Владивосток, 2003), на заседании Специализированного дальневосточного совета по пресноводным и эстуарным биоресурсам (Ю-Сахалинск, СахНИРО, 2004).

Структура работы. Диссертация состоит из введения, 9 глав, выводов, приложения и списка литературы, включающего 223 источника, из которых 23 на иностранных языках. Объем работы 167 страниц, она содержит 42 рисунка и 84 таблицы.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе рассмотрены схемы внутривидовой структуры рыб и проанализированы сложившиеся к настоящему времени концепции популяционной организации горбуши (Кагановский, 1949; Бирман, 1965, 1981; Иванков, 1967а, 1997; Смирнов, 1975; Гриценко, 1981; Салменкова и др., 1981; Алтухон и др., 1983; Грачев, 1983; Омельченко, Вялова 1990; Глубоковский, Животовский, 1986; Глубоковский, 1987, 1995; Aspinwall, 1974; Takagi et al., 1981, и др.). Приведены данные об изу-

ченности горбуши северного побережья Охотского моря (Клоков, 1970; Гриценко, 1981; Голованов, 1983; Ионов, 1983,1987; Пустовойт, 1999).

ГЛАВА 2. РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЙ

Район исследований занимает участок североохотоморского побережья от п-ова Лисянский до п-ова Тайгонос. Он расположен в зоне тундры и лесотундры, характеризующихся морозной зимой (средняя температура января около -32°C), холодным летом, с температурой около $+10-+15^{\circ}\text{C}$, со значительным количеством пасмурных облачных дней и частыми холодными, сырыми туманами, приносимыми с моря сильным дневным бризом. Безморозный период составляет 90-120 дней, сумма положительных температур не превышает 800°C (Северо-Восток России, 1970).

Речная система района отличается значительным морфологическим разнообразием. Здесь выделяются долины двух типов: горных и равнинных рек. Длины рек не превышают 200-300 км, и реки имеют крутое падение от истока к устью. Ледостав наблюдается в конце октября - начале ноября, его продолжительность составляет 190-200 дней. Вскрытие рек происходит в течение месяца, и начинается в середине мая. Питание рек обеспечивается за счет снеговых, дождевых и грунтовых вод. Почти весь сток (до 90%) проходит во время теплого сезона. Наиболее высокие паводки отмечены осенью и формируются под влиянием циклонов.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования особенностей биологии и популяционной структуры горбуши проводились на материалах, собранных автором и сотрудниками лаборатории лососевых экосистем в ходе экспедиционных работ на реках Магаданской области в период с 1997 по 2003 гг. Для обеспечения сбора достаточного и достоверного материала сеть постоянных наблюдательных станций была расширена до 9 водоемов, а сбор материалов проводился по единой методике.

Список материалов, использованных при написании работы, приведен в табл.1.

При написании работы привлекались архивные материалы ФГУП «МагаданНИРО» и ФГУ «Охотскрыбвод» за период с 1960 по 1996 гг., ос-

вещающие динамику численности ежегодных подходов, вылова и пропуска производителей на нерест, сроки и динамику нерестового хода, а также биологические показатели производителей горбуши (около 75700 экз.). Все материалы были систематизированы и обобщены автором.

Таблица 1

Список материалов, использованных при написании настоящей работы

Река	Период наблюдений	Материалы, экз.			
		биологические показатели	морфометрия	структура чешуи	темп роста
Гижига	2000-2003 гг.	1974	456	1013	1013
Б. Гарманда	1997-2003 гг.	1399	350	800	800
Найкан	1997-2003 гг.	2925	175	1450	1450
Яма	2001-2003 гг.	720	140	409	409
Кульжукты	1997-2003 гг.	4154	515	296	227
Ола	1997-2003 гг.	4304	582	2010	1977
Армпыль	1997-2002 гг.	1335	75	281	257
Яна	1997-2003 гг.	5616	266	945	945
Тауй	1997-2003 гг.	3820	200	1442	1400
Всего		26247	2759	8646	8478

Сбор сведений о динамике нерестовой миграции проводился ежедневно, сбор биологических материалов - один раз в 5 дней. Перед статистическими расчетами все биологические материалы были протестированы на нормальность распределения. В ходе исследований, наряду с общепринятыми в ихтиологии методами (Правдин, 1966; Рокицкий, 1967; Лакин, 1980), были использованы методы многомерного анализа (Лапач и др., 2001). Расчеты средних значений признаков, их ошибок и пределов колебания проведены при помощи процедур, разработанных и написанных автором на базе VBA и реализованных в виде надстроек (Add-Ins) MS Excel по общепринятым в ихтиологии методам Правдин, 1966; Рокицкий, 1967; Лакин, 1980).

Сбор материалов по внешней морфологии североохотской горбуши проводился в течение всей ее анадромной миграции по модифицированной схеме И.Ф. Правдина (1966). На анализ отбирались рыбы без выраженных брачных изменений, на стадии «серебрянка». Для нивелирования размерно-половой изменчивости экстерьерные признаки трансформировали в индексы Хаксли (Huxly, 1932):

$$M_1 = M_0 \left(\frac{A}{A_0} \right)^b, \quad \text{где } M_1 - \text{значение индекса Хаксли, } M_0 - \text{значение исходного признака особи; } A - \text{средняя длина тушки (OD) в группе; } A_0 - \text{длина тушки данной особи; } b - \text{коэффициент аллометрии данного признака в группе, вычисленный по уравнению регрессии } \ln M_0 = b \ln A_0$$

При исследовании темпоральной структуры горбуши были рассчитаны состояния Махаланобиса, по которым при помощи кластерного анализа были по-

строены дендрограммы сходства. Выявление признаков, дифференцирующих горбушу разных сроков хода, и оценка различий были осуществлены посредством дискриминантного анализа с пошаговым включением переменных.

При анализе структуры чешуи просчитывалось количество склеритов по зонам: в первой зоне широких склеритов (летняя зона первого года), в зоне суженных склеритов (зимняя зона) и в зоне прироста, - также определялось количество склеритов на чешуйной пластинке в целом. Кроме того, первая зона широких склеритов при помощи окулярмикрометра разделялась на две равные части, в каждой из которых определялось количество склеритов. Разбивка первой широкой зоны склеритов на две равные части производилась из предположения о том, что первая половина несет информацию о прибрежном периоде нагула молоди, вторая — о нагуле в открытом море.

Для расчетов темпов роста измеряли радиусы от центра базальной пластинки до начала годового кольца (сеголеток), включая годовое кольцо (годовик) и до края чешуйной пластинки (двухлеток).

Расчет темпов роста проведен по формуле прямой пропорциональности:

$$I_i = \frac{L_o r_i}{R_o} + c,$$

где I_i – расчетная длина; L_o – конечная длина (длина тела по Смитту); r_i – радиус чешуи, для которого рассчитывается длина; R_o – радиус чешуйной пластинки; c – константная длина, при которой у рыбы закладывается первый склерит чешуи. По Веденскому (1954), она составляет около 4 см

Сравнительный анализ структуры чешуи и темпов роста североохотской горбуши проводили при помощи дисперсионного анализа.

Подготовка рисунков осуществлена в программах Photoshop и CorelDraw, расчетных таблиц и диаграмм - в MS Excel и Statistica, многомерный анализ (кластерный, дискриминантный, дисперсионный) - в Statistica; построение карт и покрытий - в ArcView 3.2a. Все расчеты, рисунки и таблицы сделаны автором.

ГЛАВА 4. СМЕЖНЫЕ ПОКОЛЕНИЯ

В период с 1966 по 2003 г. у североохотской горбуши наиболее многочисленными были генерации ряда нечетных лет, которые в среднемноголетнем аспекте по численности в 2,2 раза превосходили поколения смежных четных лет. Кроме того, смежные поколения горбуша различались характером динамики ежегодных подходов. В динамике подходов горбуши ряда четных лет выделяется несколь-

ко 4-летних (1970-1976, 1978-1984, 1986-1992 гг.) и один 3-летний (1994-1998 гг.) циклов, на протяжении которых наблюдалось постепенное увеличение численности подходов. Динамика ежегодных подходов горбуши ряда нечетных лет сложнее. В ней выделяются периоды, на протяжении которых численность ежегодных подходов возрастала, и периоды, на протяжении которых численность подходов убывала. К первым относятся 2-летние (1995-1997 и 1999-2001 гг.), 3-летние (1989-1993 гг.) и 4-летние (1969-1975 гг.) циклы. Ко вторым - 2-летний (1987-1989 гг.) и 3-летние (1975-1979, 1981-1985 гг.) циклы.

Одной из возможных причин, определяющих раз/ичия в динамиках численности и величинах запасов горбуши смежных поколений, вероятно, является изменчивость условий обитания, вызванная варьированием урс вня теплозапаса моря, косвенным показателем которого является ледовитость. Чередование непродолжительных холодных и теплых в гидрологическом отношении периодов в течение 1966-1983 гг. (Хен, 1991; Шунтова, 2001) не оказывало существенного влияния на динамику подходов горбуши в реки северного побережья Охотского моря. В то же время длительный теплый в гидрологическом отношении период, наблюдавшийся с 1984 до конца 90-х гг. XX в., привел к росту запасов подходов горбуши в обоих поколениях, а также, по-видимому, стал причиной формирования у горбуши ряда нечетных лет двух циклов, на протяжении которых ее запасы увеличивались. Потепление также привело к тому, что в реках восточной части Тауйской губы на доминирующее положение вышла горбуша ряда четных лет, и ее доминирование продолжалось до конца 90-х гг. XX в., - до момента наступления холодного в гидрологическом отношении периода. В настоящее время на всем североохотоморском побережье доминируют поколения горбуши ряда нечетных лет.

В многолетней динамике биологических показателей североохотской горбуши можно выделить два периода: в первом (с 1960 по 1984 г.), горбуша обеих генераций имела близкие линейно-весовые показатели и плодовитость; во втором (с 1985 по 2002 г.), различия в размерах лососей смежных поколений резко увеличились: горбуша ряда четных лет стала мельче и у нее снизилась плодовитость, горбуша ряда нечетных лет, наоборот, стала крупнее, при этом плодовитость серьезных изменений не претерпела. Снижение размеров горбуши генерации четных лет, воз-

можно, связано с влиянием плотностного фактора и недостатком корма, а их увеличение у горбуши смежного поколения, вероятно, обусловлено улучшением пищевой обеспеченности из-за уменьшения численности горбуши других районов воспроизводства, с которыми североохотская горбуша совместно нагуливается в океане.

ГЛАВА 5. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА СЕВЕРООХОТСКОЙ ГОРБУШИ

5.1. Сроки и динамика нерестовой миграций североохотской горбуши

Первые производители горбуши в реки региона заходят в начале июня: 2-4 июня в реки Авекова и Гижига (Гижигинская губа), 7-12 июня - в реки Ола и Тауй (Тауйская губа). Более ранние сроки начала анадромной миграции горбуши в реки Авекова и Гижига, по-видимому, связаны с более ранним разрушением плотных ледовых массивов в прибрежье и, соответственно, с более ранним прогревом прибрежных вод в вершине зал. Шелихова до оптимальных температур (2,5-3,0 °C ($r=0,99$, $p<0,01$)), чем в Тауйской губе. Возможно, что такое же объяснение имеет тот факт, что в ряду нечетных поколений нерестовая миграция горбуши начинается на 7-10 дней позже, чем в ряду четных лет.

Рунный ход североохотской горбуши начинается в конце июня - начале июля, охватывает июль, и завершается в конце июля - начале августа. Разрозненные косяки производителей продолжают заходить в реки до конца августа - середины сентября.

Таким образом, нерестовая миграция североохотской горбуши, от появления гонцов в реках в начале июня до отдельных производителей, заходящих на нерест в сентябре, занимает около 3 месяцев, из которых рунный ход в настоящее время занимает около 1 месяца: с конца июня по конец июля.

Динамика интенсивности нерестовой миграции североохотской горбуши подвержена межгодовой изменчивости: в разные годы пики в динамике хода могут увеличиваться либо уменьшаться, а также формироваться в иные сроки. Продолжительность нерестового хода горбуши, при этом, остается практически неизменной. Известно, что сроки нерестовой миграции горбуши генетически закреплены (Рикер, 1959; Персов, Сакун, 1962; Азбелев, Лазарев, 1964; Heard, 1991; McGregor et al., 1998; Quinn et al., 2000). Подтверждение этому имеется и для горбуши се-

верного побережья Охотского моря. Из рек Тауйской трубы (северное побережье Охотского моря) берется посадочный материал для интродукции горбуши в реки европейского севера России. По устному сообщению Н. З. Гордеевой сроки нерестового хода вселенцев не претерпевают каких-либо изменений в сравнении с нативными популяциями. Таким образом, вероятно, что уменьшение или увеличение пиков, их смещение, а также полимодальность кривых динамики уловов североохотской горбуши, является результатом колебания урожайности лососей разных темпоральных групп, воспроизводящихся в реках исследуемого региона. Также возможно, что некоторые пики на кривых динамики нерестового хода формируются в результате наложения арьергарда и авангарда соседних равновеликих по численности временных группировок.

5.2. Изменчивость биологических показателей североохотской горбуши на протяжении нерестового хода

В литературе имеется значительное количество сведений о том, что подходы горбуши, принадлежащей к различным темпоральным группировкам, четко прослеживаются по изменениям в соотношении полов, стадии зрелости гонад и др. (Иванков, 19676, 1968, 1971; Гриценко и др., 1987; Ионов, 1987; Ефанов, 1989; Иванов и др., 2001, и др.). В том случае если в реке воспроизводится одна темпоральная группировка - доля самцов на протяжении нерестового хода постепенно снижается. При наличии темпоральных группировок на кривых динамики полов будут наблюдаться точки переломов - периоды снижения относительной численности самцов будут перемежаться периодами, когда их доля будет возрастать. Исследование кривых динамики полов североохотской горбуши показало, что они могут содержать от 1 до 3 переломов.

Известно, что горбуша, проходящая в реки в разные сроки нерестового хода, занимает различные нерестовые площади (Иванков, 1967а; Гриценко и др., 1987; Scud, 1958; Royce, 1962; Vernon, 1962), а относительная изоляция при воспроизводстве, с одной стороны, порождает, а, с другой стороны, закрепляет различия по биологическим показателям у горбуши разных сроков нерестового хода (Коновалов, Шевляков, 1980; Иванков, 1984, 1985, 1997, и др.).

Кластерный анализ морфометрических материалов, собранных на протяжении нерестовой миграции североохотской горбуши, показал, что полученные ден-

программы состоят из 2-4 дендритов, формирующихся ежегодно в одни и те же сроки и состоящих из выборок, связанных близостью времени хода: конец июня, первая и вторая половины июля, начало августа (рис. 1).

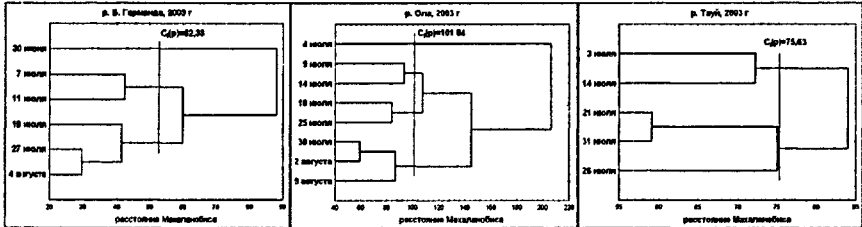


Рис. 1. Дендрограммы морфометрического сходства выборок горбуши рек Б. Гарманда, Ола и Тайк, построенные по значениям расстояний Махаланобиса непарно-групповым методом (UPGMA) $C(p)$ - критическое расстояние

Горбуша, совершавшая нерестовую миграцию в разные сроки и формирующая на дендрограммах отдельные кластеры, во всех случаях значимо ($p < 0,01$) различалась пропорциями тела, отдельными промерами головы, расположением и размерами непарных плавников. Анализ значений критерия Фишера (F) и их уровней значимости (p), полученных в ходе дискриминантного анализа с пошаговым включением переменных, показал, что во всех исследованных случаях нулевая гипотеза о совпадении центроидов выделенных темпоральных кластеров опровергалась, и, все кластеры различались между собой со статистически достаточным, для признания их самостоятельными группами, уровнем. Таким образом, кластеры на дендрограммах формировались в результате изменения морфологического облика горбуши в период подхода на нерест рыб, относящихся к разным темпоральным группировкам. Несмотря на то, что кластеры на дендрограммах, как правило, объединяли морфометрические выборки за 2 недели, период нерестовой миграции каждой из темпоральных группировок, вероятно, составлял не менее 1 месяца, т.к. в ходе проведенной классификации морфометрических материалов часть рыб, иногда, попадала в соседние группы.

Исходя из того, что морфометрическим анализам подвергались только особи, не имевшие брачных изменений (на стадии "серебрянка") и для нивелирования размерно-половой изменчивости морфологические промеры переводились в аллометрические индексы Хаксли (Huxly, 1932), мы, опираясь на литературные материалы (Алеев, 1963; Протасов, Старосельская, 1978; Смирнов, 1979; Коновалов,

Шевляков, 1980; Иванков, 1984, 1997; Зелинский, 1985; Савваитова, 1989), можем предположить, что одной из возможных причин, лежащих в основе морфологической неоднородности североохотской горбуши, является разнообразие условий ее воспроизводства, приспособление к которым и сформировало эти различия. Горбуша разных сроков хода занимает различные нерестилища, о чем свидетельствуют исследования, проведенные на реках Гижига и Ола. Согласно им, горбуша, проходившая на нерест в июне, занимала нерестилища, расположенные в верховьях рек, горбуша июльского хода - нерестилась в средней части рек, а августовского хода - в нижней части рек, вплоть до зоны, в которой ощущается влияние приливных течений.

Выделенные темпоральные группировки различаются по основным биологическим показателям, а также темпам роста и структуре чешуи.

Наши данные согласуются с исследованиями С.П. Пустовойта (1999) и Г.А. Агаповой с соавт. (2003), дополнительно к нашим исследованиям показавшим, что темпоральные группировки у североохотской горбуши различаются по генетико-биохимическим и фенетическим (частотам пятен на хвостовом плавнике) маркерам.

Объединение морфометрических выборок по близости сроков хода ранее была обнаружена А.И. Карпенко (1995) при анализе морфооблика сахалинской горбуши (рис. 2).

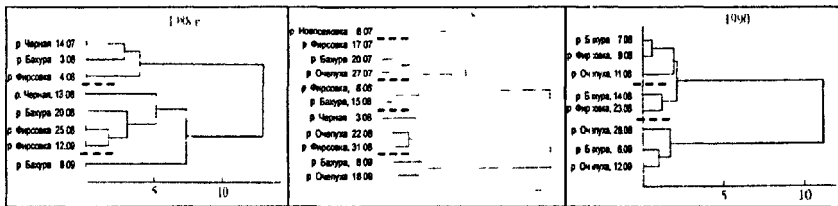


Рис. 2. Дендрограммы различий выборок южносахалинской горбуши по 15 пластическим признакам. Невзвешенный парно-групповой метод, признаки преобразованы в аллометрические индексы Хаксли (по-Карпенко, 1995). По оси абсцисс - расстояния Махаланобиса, пунктирными линиями отделены возможные темпоральные группировки

А.И. Карпенко (1995) было показано, что ведущую роль при кластеризации морфометрических выборок горбуши играла не географическая, а темпоральная компонента. Так же, как и в нашем случае, кластеры на дендрограммах ежегодно формировались практически в одни и те же сроки, и объединяли выборки пример-

но за 2 недели. Примечательно, что у сахалинской горбуши формирование кластеров в июле и начале августа на дендрограммах проходило в те же сроки, что и у североохотской горбуши. При этом, например, на дендрограмме, построенной А.И. Карпенко (1995) по материалам 1989 г. (рис. 2), отсутствует только группировка июньского хода, тогда как на дендрограммах, полученных нами, отсутствовали группировки, проходившие на нерест во второй половине августа и в начале сентября. Формирование в одни и те же сроки кластеров на дендрограммах, полученных для горбуши разных районов воспроизводства, вероятно, свидетельствует о единовременном заходе горбуши, принадлежащей одной темпоральной группировке, в реки разных районов воспроизводства.

ГЛАВА 6. ЛОКАЛЬНЫЕ СТАДА

Одной из основных характеристик локального стада является определенная динамика численности (Иванков, 1993, 1997; и др.). Поэтому, для выявления рек со сходной динамикой численности, нами был проведен факторный анализ, позволивший классифицировать реки и отнести их к четырем, четко обособленным друг от друга, группам: гижигинской, ямской, ольской и тауйской (рис. 3).

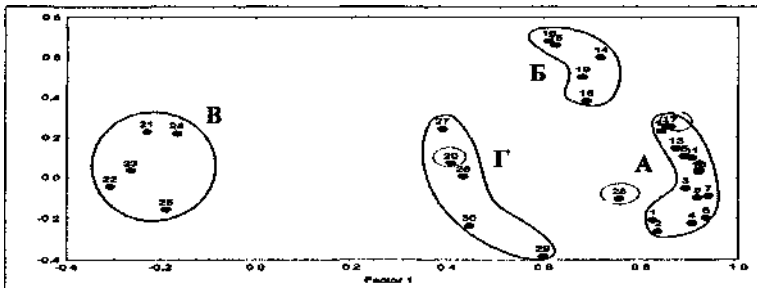


Рис. 3. Распределение рек северного побережья Охотского моря по динамике подходов горбуши в период с 1966 по 2003 г. на плоскости координат

Обозначения рек А - **гижигинское стадо**: 1 - Авекова, 2 - Гижига, 3 - Вархалам, 4 - Б Гарманда, 5 - Наяхан, 6 - Уйкане, 7 - Студеная, 8 - Таватум, 9 - Широкая, 10 - Пропашая, 11 - Вилига, 12 - Калалага, 13 - Кананыга, **Б - ямское стадо**: 14 - Туманы, 15 - Наслаган, 16 - Булун, 17 - Угулан, 18 - Тахтояма, 19 - Иреть, 20 - Яма, **В - ольское стадо**: 21 - Сиглан, 22 - Богурчан, 23 - Окурчан, 24 - Нюрчан, 25 - Ола, **Г - Тауйское стадо**: 26 - Армань, 27 - Ойра, 28 - Яна, 29 - Тауй, 30 - Мотыклейка

Основной причиной формирования у североохотской горбуши 4 локальных стад (популяционных систем, племен), по-видимому, является неоднородность гидрологического режима вод побережья в период раннего морского нагула молоди горбуши, т.к. именно в этот период формируется будущая численность поколе-

ний, определяющая величину возвратов производителей (Смирнов, 1975; Карпенко, 1998, и др.). Отмечено, что тип водоворота коррелирует с величиной запаса горбуши в том или ином стаде. Ольское и гижигинское «лада горбуши имеют наибольшие запасы, а на акваториях, прилегающих к рекам, формирующим нерестовый фонд данных локальных стад, располагаются антициклонические водовороты. На акваториях, прилежащих к рекам ямского и тауйского стад, отмечаются циклонические водовороты, и эти стада горбуши характеризуются небольшими запасами (табл. 2, рис. 4).

Необходимо отметить, что благодаря метеорологическим и гидрологическим особенностям, акватория Гижигинской губы освобождается ото льда и прогревается уже в конце мая, т.е. существенно раньше, чем соседние акватории. Тем самым к моменту массового выхода молоди горбуши гижигинского стада в прибрежье (I-II декады июня), в нем создаются благоприятные условия для ее успешного выживания.

Таблица 2

Стада (популяционные комплексы, племена) североохотской горбуши и гидрологические формации в северной части Скутского моря

Стада	Гидрологические формации	Источники
Гижигинское	антициклонический водоворот в вершине залива Шелихова	Чернявский, 1981; Чернявский и др., 1981; Шунтов, 2001
Ямское	Пенжинский циклонический водоворот	там же
Ольское	антициклонический водоворот в восточной части Тауйской губы	там же, Афанасьев и др., 1991
Тауйское	циклонический водоворот в западной части Тауйской губы	там же, Афанасьев и др., 1991

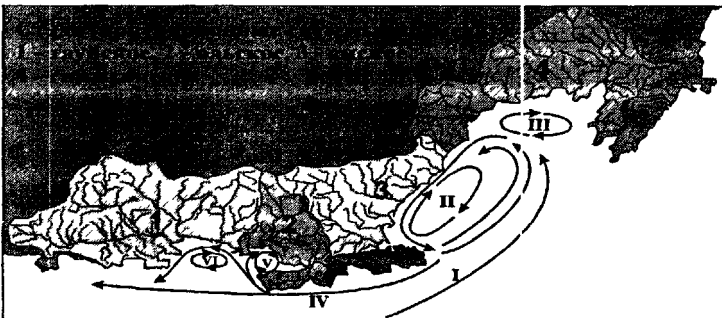


Рис. 4. Карта-схема стад (популяционных комплексов, племен) североохотской горбуши (наши данные) и гидрологических формаций в северной части Охотского моря (по Чернявскому, 1981; Шунтову, 2001)

I - Северная ветвь; II - Пенжинский авеллинг; III - антициклоническое течение в восточной части Тауйской губы; IV - Ямское течение; V - антициклоническое течение в восточной части Тауйской губы; VI - циклоническое течение в западной части Тауйской губы

Горбуша упомянутых выше стад различается по основным биологическим показателям, а также по структуре чешуи и темпам роста. Как правило, горбуша гижигинского племени имеет наименьшие линейно-весовые показатели, что объясняется ее низкими темпами роста, по сравнению с горбушей других популяционных комплексов, в первый год жизни в поколениях четного ряда лет и во второй год жизни в поколениях нечетного ряда лет. Кроме того, на чешуе горбуши гижигинского локального стада всегда формируется наименьшее количество склеритов, но, при этом, у нее максимальны межсклеритные расстояния.

Горбуша выделенных локальных стад ежегодно с достаточным уровнем достоверности ($p < 0,01$) различается по комплексу морфометрических признаков: анализ F-значений и p-уровней расстояний Махаланобиса показал, что ни в одной из построенных дискриминантных моделей центроиды выборок не совпадали.

ГЛАВА 7. ЛОКАЛЬНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ

По схемам внутривидовой структуры горбуши, предложенных разными авторами (Гриценко, 1981; Алтухов и др., 1983; Омельченко, 1985; Иванков, 1993, 1997 и др.), ее локальные стада состоят из субпопуляций или демов, которые благодаря своей полуизолированности и, соответственно, обмену мигрантами, характеризуются если не одинаковыми, то близкими биологическими показателями. Исследование географической изменчивости биологических характеристик североохотской горбуши показало, что по некоторым из них у нее внутри стад (популяционных комплексов, племен) наблюдается слабая клинальная изменчивость. Например, у горбуши тауйского локального стада в ряду четных лет наблюдается увеличение, а в ряду нечетных лет - уменьшение средних показателей длины тела по Смитту.

Клинаяльная изменчивость биологических признаков у рыб явление обычное. Например, у ленка (*Brachymystax lenok*) клины выявляются при визуализации данных по числу жаберных тычинок, относительной ширины супраэтноида и сошника в долготном направлении (Мина, 1986). И, по мнению М.В. Миной (1986), каждая точка, формирующая клину, соответствует племени (*natio*), а сама клина — экотипу (*infraspecies*).

В нашем случае, у североохотской горбуши клина соответствует племени (стаду, популяционному комплексу), а точки, формирующие ее, представляют собой локальные популяции – единицы достаточно обособленные для поддержания собственного гомеостаза, выражающегося в различиях по биологическим характеристикам (линейно-весовые показатели, плодовитость, морфологический облик, структура чешуи и темпы роста), но, в силу сходства динамик численности и вероятно, однако незначительному, стрейнгу, входящие в состав того или иного локального стада (популяционного комплекса, племени).

ГЛАВА 8. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Смежные поколения. Наличие у горбуши смежных поколений, существующих благодаря простой возрастной структуре, признается практически всеми исследователями и настоящее время накоплены обширные сведения о том, что смежные генерации различаются численностью (Кагановский, 1949; Бирман, 1985), частотами фенотипов различных ферментных систем (Салменкова и др., 1981; Алтухов и др., 1983; Ермоленко и др., 1983; Гагальчий, 1985, 1986; Aspinwall, 1974; Beacham et al., 1985), особенностям кариотипа (Горшкова, Горшков, 1983), морфологическим и остеологическим признакам (Горшков, 1983).

Наши исследования согласуются со сложившимися в литературе представлениями: смежные поколения североохотской горбуши различаются численностью подходов, линейно-весовыми показателями, плодовитостью и морфометрическими признаками.

Сезонные формы. По современным представлениям, у горбуши существует 2 сезонные группировки, именуемые исследователями как летняя и осенняя или ранняя и поздняя (Иванков, 1967, 1986; Ионов, 1987; Ефанов, 1989; Scud, 1958; Royce, 1962; Vernon, 1962), и только у горбуши Сахалино-курильского региона таковых 3: япономорская, летняя и осенняя охотоморские (Гриценко, 1981). Результаты наших исследований и литературные данные (Карпенко, 1995) свидетельствуют о более сложной темпоральной структуре не *только* североохотской горбуши, но и, возможно, горбуши других регионов, в частности о Сахалин.

Возможность более сложной темпоральной структуры горбуши следует не только из результатов кластерных анализов морфометрических материалов, собранных на протяжении анадромной миграции, но также из ее распределения в период морского нагула и сроков анадромной миграции.

Горбуша, воспроизводящаяся в реках бассейнов Японского и Охотского морей, нагуливается и зимует в Японском море и прикурильских водах Тихого океана (Кловач и др., 2002; Myers et al., 1990). В отдельные годы, часть ее молоди может оставаться на нагул в Охотском море (Радченко и др., 1991), но исходя из материалов по среднемноголетнему распределению кромки льдов (Якунин, 1968) и температурному режиму поверхностных вод, мы можем с определенной долей уверенности говорить о том, что она остается здесь на нагул только в теплые зимы, какими, по Е.И. Устиновой и др. (2002), в недавнем прошлом были зимы 1989, 1991, 1992 и 1994-1997 гг. В остальных случаях, из-за выхолаживания поверхностных вод и образования ледового покрова, молодь горбуши, по крайней мере, большая ее часть, по-видимому, покидает Охотское море. Таким образом, одним из факторов, определяющим распределение молоди горбуши в море, является температурный режим вод, что подтверждает результаты, полученные И.Ф. Морозом (2003). Северной границей ее зимнего распространения является изотерма $0,5^{\circ}\text{C}$ (Радченко и др., 1991), южной - 12°C (Дарда, 1968), а по сообщению В.П. Шунтова и О.С. Темных (1996) отдельные экземпляры могут встречаться и при 18°C .

Согласно опубликованным в литературе данным (Бирман, 1981, 1985; Кловач и др., 2002; Myers et al., 1990), в Японском море нагуливается вся горбуша Восточно-Корейского залива и Приморья, большая часть горбуши Западного Сахалина и р. Амур, часть горбуши, воспроизводящейся в реках заливов Анива и Терпения, восточного Сахалина, южных Курильских островов. Необходимо отметить, что согласно работе А. Хирано (1951), обобщающей японские исследования по мечению горбуши за 1917-1942гг., «...стадо горбуши, обитающее у северо-восточных берегов Кореи, в своем продвижении на север распространяется с заходом в реки, расположенные на всем протяжении от Приморского края, минуя Татарский пролив и до Охотска включительно». Нагульно-зимовальное скопление горбуши, располагающееся в прикурильских водах Тихого океана, состоит из южного и северного скоплений (Ерохин, 1990): в южном скоплении нагуливается небольшая часть горбуши, заходящей на нерест в реки Западного Сахалина и в р. Амур, часть горбуши зал. Анива и восточного Сахалина и основная масса горбуши южных Курильских о-вов; в северном - часть горбуши зал. Анива, восточного Сахалина и вся горбуша Западной Камчатки и северных Курильских о-вов (Кловач и др., 2002; Myers et al., 1990).

Североохотская горбуша образует смешанные скопления с горбушей других районов воспроизводства. Большая ее часть зимует в северном и южном прикурильских скоплениях (Кловач и др., 2002; Myers et al., 1990), меньшая - в Япон-

ском море (Ландышевская, 1962; Ландышевская, Воловик, 1967; Кловач и др., 2002; Kondo et al., 1965; Myers et al., 1990).

Наиболее раннее развитие преднерестовой миграции - в конце апреля - начале мая — наблюдается у горбуши, нагуливающейся в Японском море (Дарда, 1968; Бирман, 1981, 1985). Проход горбуши из Тихого океана в Охотское море через южные проливы Курильской гряды наблюдается во второй половине мая, а через северные проливы - в конце мая - начале июня (Шубин, Коваленко, 2000; Кавев, 2001, 2002). Причиной разновременного начала миграционного процесса в разных участках нагульного ареала, по-видимому, являются различия в температурному режиме: в Японском море горбуша нагуливается при температуре 8-11 °С (Дарда, 1961, 1968), в южном и северном скоплениях - при температуре 5-9 и 3-6 °С, соответственно (Ерохин, 1990). Нагул при более высоких температурах приводит к более быстрому развитию и созреванию особей, и поэтому в начале к районам воспроизводства подходят производители, нагули заходящие в Японском море, затем - из южного и, наконец, - из северного тихоокеанского скопления.

Разновременное начало преднерестовой миграции горбуши в разных участках нагульного ареала приводит к разновременности начала ее захода в нерестовые водоемы, т.е., вероятно, что если в одном районе воспроизводятся группировки горбуши, зимующие в разных участках нагульного ареала, то в реках, в силу разновременности начала их миграций, они будут вести себя как темпоральные популяции.

У горбуши бассейнов Японского и Охотского морей существует и широтная дифференциация, связанная с распределением особей по температурным режимам вод внутри нагульных скоплений. Д.М. Дарда (1962) и И.Б. Бирман (1981) сообщают о наличии в Японском море 2 районов нагула горбуши (в Корейском заливе и около о. Окусири (юго-западное побережье о. Хоккайдо)). Районы зимовки различаются по температурному режиму, поэтому горбуша, нагуливающаяся в них, совершает анадромную миграцию в разные сроки. Сведения о наличии в тихоокеанских скоплениях нескольких групп горбуши, нагуливающих при разных температурных режимах, содержатся в работе А.В. Старцева и О.А. Рассадникова (1997), а в работе А.О. Шубина и С.А. Коваленко (2000) приводятся динамики прохода горбуши через Курильские проливы, состоящие из нескольких «волн».

Таким образом, нерестовая миграция горбуши представляет собой структурированный поток, состоящий из нескольких, последовательно проходящих на нерест, темпоральных группировок. Эти группировки ежегодно прослеживаются на протяжении нерестовой миграции горбуши по изменению биологических пока-

зателей. Вероятно, что для темпоральных группировок характерен волновой эффект, т.е. начав нерестовую миграцию в определенном участке нагульного ареала, каждая из них проявляется в нерестовых реках побережья в одни и те же или в близкие сроки.

Локальные стада, локальные популяции, демы. Определение границ локальных стад, являющихся единицами запаса, до сих пор остается сложной проблемой. В.Н. Ивановым (1993), на примере сахалинской горбуши, была проведена привязка локальных стад к гидрогеологическим массивам острова. Тем самым им были определены и обоснованы географические границы стад, а группировки лососей рек, составляющих нерестовый фонд стад, были отнесены к демам.

Гидрогеологические массивы существуют и на североохотоморском побережье, однако они по границам не совпадают с расположением выделенных нами локальных стад североохотской горбуши. Согласно проведенному исследованию, ее локальные стада скорее привязаны к гидрологическим квазистационарным формациям вод побережья, различия в условиях обитания в которых, в период выхода в них молоди, по-видимому, определяют динамику численности североохотской горбуши того или иного племени. Реальностью существования выделенных локальных стад также является тот факт, что они, в тех же границах, выделяются по клинальной изменчивости некоторых биологических показателей.

Нерестовый фонд локальных стад североохотской горбуши представлен самостоятельными популяциями, которые, в силу незначительного обмена мигрантами, ежегодно поддерживают дискретность биологических показателей.

Проведенные исследования не позволяют уверенно определить наименьшую единицу популяционной структуры, а именно дем, существование которой, однако, не вызывает сомнений. Возможно, что полуизолированной единицей является какое-либо нерестилище, группа нерестилищ или приток реки. Однако для подтверждения этого положения необходимо проведение дополнительных исследований.

ВЫВОДЫ

1. В реках Магаданской области у основной массы горбуши длина тела находится в пределах от 38,0 до 65,5 см, масса тела от 0,70 до 3,76 кг, плодовитость - от 900 до 3300 шт. икр. Среднегодовалые величины этих показателей составляют, со-

ответственно, 46,7 см, 1,23 кг и 1504 шт. икр. Самцы по средним показателям длины и массы тела крупнее самок, соответственно, 47,7 против 46,0 см и 1,32 против 1,15 кг.

2. Смежные поколения североохотской горбуши различаются величиной подходов, характером динамики численности и биологическими характеристиками. Вероятной причиной, определяющей различия в динамиках численности смежных поколений, является изменчивость условий обитания, вызванная варьированием уровня теплозапаса северной части Охотского моря. У североохотской горбуши выделяются 2 периода: с 1960 по 1983 и с 1984 по 2003 гг.: в первый период горбуша смежных поколений имела близкие биологические показатели, а во второй - различия резко увеличились: горбуша ряда четных лет стала мельче, горбуша ряда нечетных лет, наоборот, стала крупнее.

3. У североохотской горбуши выделяются до 4 темпоральных группировок. Их проход на нерест находит отражение в изменчивости биологических показателей.

4. Географическая структура североохотской горбуши подставлена 4 локальными стадами (популяционными системами, племенами): гижигинским, ямским, ольским и тауйским, которые приурочены к квазистационарным гидрологическим формациям вод Охотского моря. Популяционные системы североохотской горбуши различаются величиной подходов, динамикой численности, а также биологическими показателями. Кроме того, они выделяются по клинальной изменчивости некоторых биологических показателей.

5. Локальные стада (популяционные комплексы, племена) североохотской горбуши состоят из нескольких локальных популяций, воспроизводящихся в отдельных нерестовых водоемах, которые достаточно обособлены для поддержания собственного гомеостаза, выражающегося в различиях по биологическим показателям. В силу сходства динамики численности и условий обитания (в частности в ранний морской период жизни), локальные популяции объединяются в состав локального стада.

6. Популяционная структура североохотской горбуши представлена 5 уровнями: смежные поколения - темпоральные (сезонные) группировки - локальные стада (популяционные комплексы, племена) - локальные популяции — демы.

7. Результаты исследования особенностей биологии и популяционной структуры североохотской горбуши используются при организации рациональной эксплуатации и воспроизводства запасов, формировании системы государственного мониторинга стад и сбора материалов прогностической направленности, а также в подготовке прогнозов ОДУ.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

- 1 **Марченко С.Л.** Популяционная структура горбуши северного побережья Охотского моря // Региональная естественнонаучная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых. — Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 1997. — С. 72.
- 2 **Голованов И.С., Марченко С.Л.** Динамика численности горбуши основных промысловых районов Магаданской области // Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения. - Магадан: ОАО «Северовостокзолото», 1998. - Т. 1.-С. 90-91.
- 3 **Волобуев В.В., Голованов И.С., Марченко С.Л.** Оценка многолетних изменений основных характеристик биологической структуры горбуши континентального побережья Охотского моря // Биологическое разнообразие животных Сибири. -Томск, 1998.-С. 187-188.
- 4 **Марченко С.Л.** Внутрипопуляционные группировки горбуши р. Ола // Биомониторинг и рациональное использование морских и пресноводных гидробионтов. -Владивосток: ТИНРО-Центр, 1999. - С. 68-70.
- 5 **Марченко С.Л., Голованов И.С.** Зависимость биологических показателей горбуши северного побережья Охотского моря от величины подходов // II региональная конференция по актуальным проблемам морской биологии, экологии и биотехнологии. -Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 1999. - С. 99-100.
- 6 **Марченко С.Л., Таболин А.П.** Сравнительный анализ структуры чешуи и темпов роста горбуши смежных поколений р. Ола // Материалы Международного семинара, посвященного памяти академика Е.М. Крепса. - Мурманск, 1999. - С. 69-70.

7. **Марченко С.Л., Голованов И.С.** Многолетняя динамика биологических показателей горбуши р. Тауй // III региональная конференция по актуальным проблемам морской биологии, экологии и биотехнологии. - Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2000. - С. 80-81.
8. **Марченко С.Л.** Локальные стада горбуши северного побережья Охотского моря // Рыбохозяйственная наука на пути в XXI век: Тез. докл. Всеросс. конф. молодых ученых. - Владивосток: ТИНРО, 2001. - С. 103-105.
9. **Марченко С.Л.** Морфометрическая характеристика горбуши р. Гижига // IV региональная конференция по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии. - Владивосток: Изд-во Дальневост. ун-та, 2001. - С. 79-81.
10. **Марченко С.Л.** О неоднородности горбуши р. Гижига // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря: Сборн. научн. трудов. - Магадан: МагаданНИРО, 2001. - Вып. 1.- С. 152-158.
11. **Марченко С.Л., Голованов И.С.** Локальные стада горбуши северного побережья Охотского моря // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря: Сборн. научн. трудов. - Магадан: МагаданНИРО, 2001. - Вып. 1. - С. 144-151.
12. **Голованов И.С., Марченко С.Л.** Современное состояние запасов, биология, динамика численности горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* материкового побережья Охотского моря // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря: Сборн. научн. трудов. - Магадан: МагаданНИРО, 2001.- Вып. 1.-С. 134-143.
13. **Волобуев В.В., Марченко С.Л., Голованов И.С., Рогатных А.Ю., Путивкин С.В.** Состояние запасов, биологическая структура стад и перспективы промысла тихоокеанских лососей материкового побережья Охотского моря. - Магадан, 2001. - Деп. ВИНТИ № 1233-В2001. - 143 с.
14. **Temnykh O.S., Marchenko S.L.** Variability of the pink salmon sizes in connection with abundance of Okhotsk sea stocks // PICES Program Abstracts of Tenth Annual Meeting (Victoria, B.C., Canada, October 5-13 2001). - Victoria, B.C., Canada. - 2001. - P. 171.

3
15. **Марченко С.Л., Кунгурова Т.Н.** Фенотипы чешуи горбуши северного побережья Охотского моря // Современные проблемы физиологии и экологии морских животных (рыбы, птицы, млекопитающие): Тез. докл. международн. научного семинара. - Ростов-на-Дону: Изд-во ООО «ЦВВР», 2002. - С. 114-115.

16. **Темных О.С., Голованов И.С., Марченко С.Л.** Особенности роста охотоморской горбуши в связи с динамикой ее численности // Изв. ТИНРО. - 2002. - Т. 130. - С. 893-903.

17. **Агапова Г.А., Голованов И.С., Марченко С.Л., Пустовойт С.П.** Биоразнообразие североохотоморской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. - Владивосток: Изд-во ДВО РАН, 2003. - Вып. 2. — С. 523-530.

18. **Марченко С.Л., Волобуев В.В., Голованов И.С.** Состояние запасов тихоокеанских лососей Магаданской области // Северо-Восток России: проблемы экономики и народонаселения. - 2003 г. в печати.

19. **Марченко С.Л.** Фенетическое разнообразие горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum)) северного побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. 2004. в печати.

20. **Марченко С.Л., Кунгурова Т.Н.** Фенотипы чешуи горбуши северного побережья Охотского моря // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря: Сборник научных трудов. - Магадан: МагаданНИРО, 2004. - Вып. 2. в печати.

21. **Марченко С.Л., Хованский И.Е., Голованов И.С.** Эффективность воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) р. Ола (северное побережье Охотского моря) // Вопр. ихтиологии. 2004. в печати.

Подписано в печать 4.11.2004 г. Формат 60x90/16

Уч.-издл. 1. Тираж 100. Заказ № 25.

Отпечатано в типографии ФГУП «ТИНРО-Центр»

690950, г. Владивосток, ул. Западная, 10

10340