

**ОСОБЕННОСТИ ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ
НИЖНЕОБСКОГО НАЛИМА (LOTA LOTA L.)**

А.Р. Копориков

*Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук,
ул. 8 Марта, 202, г. Екатеринбург, 620144. E-mail: Koporikov@mail.ru Koporikov@ipae.uran.ru*

В одном из номеров «Научного вестника» (Научный вестник, вып. № 1 (38)) вышла наша статья (Копориков, 2006), где мы постарались дать альтернативную трактовку распределения взрослых особей налима в бассейне р. Обь в начале зимнего периода. Было рассмотрено две выборки (см. таб. 1 и 2) с доминирующими возрастными группами, принадлежащими к одной генерации. Однако при внимательном прочтении статьи можно заметить явное несоответствие:

- самки налима, во время катадромной миграции, в выборке преобладают над самцами (аналогичное соотношение полов наблюдалось и другими авторами (Богдашкин и др., 1983) при проведении аналогичных исследований);
- во время нереста самцы доминируют над самками (Сорокин, 1976).

На основании собственных наблюдений и литературных данных мы видим, что соотношение полов в нагульных и нерестовых выборках взрослых особей налима может различаться. В настоящей статье мы попытаемся дать объяснение этому феномену.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала¹ по соотношению полов в выборке производителей налима во время предзаморной катадромной миграции проводился на участке Нижней Оби, в районе переката Верхнетоготский с 8 по 15 декабря 1999 года. Отлов осуществлялся с помощью пяти крупнейшей чердаков конструкции СибрыбНИИпроект, расположенных поперек течения реки. На анализ были взяты рыбы, отобранные из улова случайным образом. Объем выборки составил 123 экземпляра.

Соотношение самцов и самок — 47 и 53%, соответственно (58 самцов и 65 самок). Большинство рыб имели гонады второй стадии зре-

лости (в преднерестовый период это характерно для взрослых особей налима пропускающих нерест).

Возраст рыб в исследуемой выборке изменялся от четырех до одиннадцати полных лет. Наиболее крупная возрастная группа — шестилетние особи (генерация 1994 года). С увеличением возраста количество особей в возрастных группах уменьшалось. Среди молодых особей (5-6 летние) преобладали самцы, среди старших — самки. Максимальный возраст самцов в выборке составил 9+, у самок — 11+.

Материал² по производителям полупроходного налима на местах нереста собирался с 16 по 23 декабря 2000 г. на р. Войкар: на участке, расположенном в четырех километрах ниже от места слияния рр. Лагорта и Ворчато-Виз. В качестве орудий лова использовались ставные жаберные сети с величиной ячеи 55—75 мм.

Объем выборки составил 58 экземпляров налима. В выборке самцы преобладали над самками с соотношением 67:33.

Возрастной состав производителей изменялся от 4+ до 14+. Большую часть выборки составили особи возраста 6+ (генерация 1994 года). Самцы преобладали в младших возрастных группах, самки — в старших.

В дополнении к этим двум выборкам были использованы материалы (табл. 3), собранные автором (р. Сосьва, 1996, 1998 гг.; р. Войкар, 1999-2000 гг.) и сотрудниками лаборатории «Экологии рыб» ИЭРиЖ УрО РАН на уральских притоках нижней Оби в разные годы (Богданов В.Д., р. С.Сосьва, 2001 г.; Гаврилов А.Л., Госькова О.А., р. Сыня, 2004 г.; Кижеватов Я.А., р. Сосьва, 1997 г.). За исключением выборки, собранной на р. Войкар весной 2000 г. (сбор производителей совершающих катадромную миграцию с нерестилищ), все вышеперечисленные материалы описывают

¹ Более подробно собранный материал описан в наших предыдущих работах (Копориков 2006, 2006а)

² Более подробно собранный материал описан в наших предыдущих работах (Копориков 2003)

осеннюю анадромную нагульно-нерестовую миграцию в верховье нерестовых притоков.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Прежде чем пытаться обосновать причины различий в двух представленных выборках (зимняя предзаморная катадромная миграция пропускающих нерест особей и сбор непосредственно на нерестилище) необходимо доказать:

1. что, по крайней мере, подавляющая часть пропускающих нерест особей (1999 г.) налима пришла на нерест в следующем году (2000 г.) и они не принадлежат к иной независимой группировке;

2. что соотношение полов в период наблюдений существенно не отличается от среднего соотношения за все время миграции или нереста.

Доказательство первое

Г.В. Никольский отмечал, что размерно-возрастная структура специфична не только для вида, но и для отдельных его стад (Никольский, 1965). Для проверки принадлежности особей двух выборок к одной генеральной совокупности было проведено сравнение размерно-возрастной структуры по критерию Манна–Уитни (U).

Проверка на наличие достоверных различий по возрастной структуре выборок (рис. 1):

- Сравнение выборок собранных на перекате Верхнетоготский (Нижняя Обь) в декабре 1999 г. (зимняя катадромная миграция) и на нерестилище р. Войкар в декабре 2000 г. по критерию U Манна-Уитни показало, что $U_{эмн.}=37$ (при $U_{кр.0,05}=19$, $n_1=8$ и $n_2=11$). Для самцов из этих же выборок $U_{эмн.}=13$ (при $U_{кр.0,05}=10$, $n_1=6$ и $n_2=9$), для самок – $U_{эмн.}=32$ (при $U_{кр.0,05}=19$, $n_1=8$ и $n_2=11$). Таким образом, во всех трех сравнениях $U_{эмн.}>U_{кр.0,05}$, следовательно, при данных объемах выборок достоверных различий не найдено (принимается нулевая гипотеза).

Проверка на наличие достоверных различий по промысловой длине тела в выборках (для подсчета выборки были разбиты на ранги с шагом в 100 см) (рис. 2):

- Общее сравнение выборок, по показателю длины тела, используя критерий U Манна-Уитни показало, что $U_{эмн.}=7$ (при $U_{кр.0,05}=3$, $n_1=5$ и $n_2=6$). Для самцов из этих же выборок $U_{эмн.}=8,5$ (при $U_{кр.0,05}=1$, $n_1=4$ и $n_2=5$),

для самок – $U_{эмн.}=7$ (при $U_{кр.0,05}=3$, $n_1=5$ и $n_2=6$). Во всех трех сравнениях $U_{эмн.}>U_{кр.0,05}$, следовательно, при данных объемах выборок достоверных различий не найдено (принимается нулевая гипотеза).

На основании вышеизложенного мы можем утверждать, что совокупность рыб, из которой была взята выборка зимой 1999 г. на перекате Верхнетоготский, в основной своей массе пришла на нерест в 2000 г.

Доказательство второе

Исходя из данных, собранных за ряд лет на уральских нерестовых притоках Нижней Оби (см.табл. 3), можно утверждать, что самцы доминируют в ходе как анадромной нагульно-нерестовой миграции (осень), так и во время катадромной миграции с нерестилищ (весной 2000 г. на р. Войкар соотношение самцы : самки составило 82:18). Диапазон соотношения полов за годы наблюдений колебался от 55:45 (р. Сыня, 2004 г.) до 81:19 (р. Сось, 1996 г.). Средний показатель составил 67:33, что соответствует соотношению, наблюдаемому на нерестилище р. Войкар в 2000 г. Из этого следует, что преобладание самцов в нерестовой выборке не случайно.

Рассмотрим вероятные причины различий в соотношении полов нагульной и нерестовой выборок.

Прежде всего, стоит отметить, что нерест является сильным стрессом для организма производителей налима. В совокупности с низкой численностью потенциальных жертв в районе нерестилищ (Копориков, 2006), это приводит к тому, что энергетические запасы в теле рыб к концу зимы резко сокращаются (например, коэффициент упитанности (процентное соотношение веса печени к весу тела без внутренних органов) для самок составляет 6, в то время как в период нагула он равен 22 (Копориков, 2006). На этом фоне показательно, что коэффициент упитанности нерестовых самцов на два пункта ниже упитанности самок (9 против 11) и, следовательно, самцы наиболее страдают от неблагоприятных условий среды. Подтверждением тому, что нерестовый период для производителей налима является стрессовым, мы неоднократно наблюдали весной во время распаления льда. В это время находили мертвых отнерестившихся производителей не является чем-то необычным, а в отдельные годы может

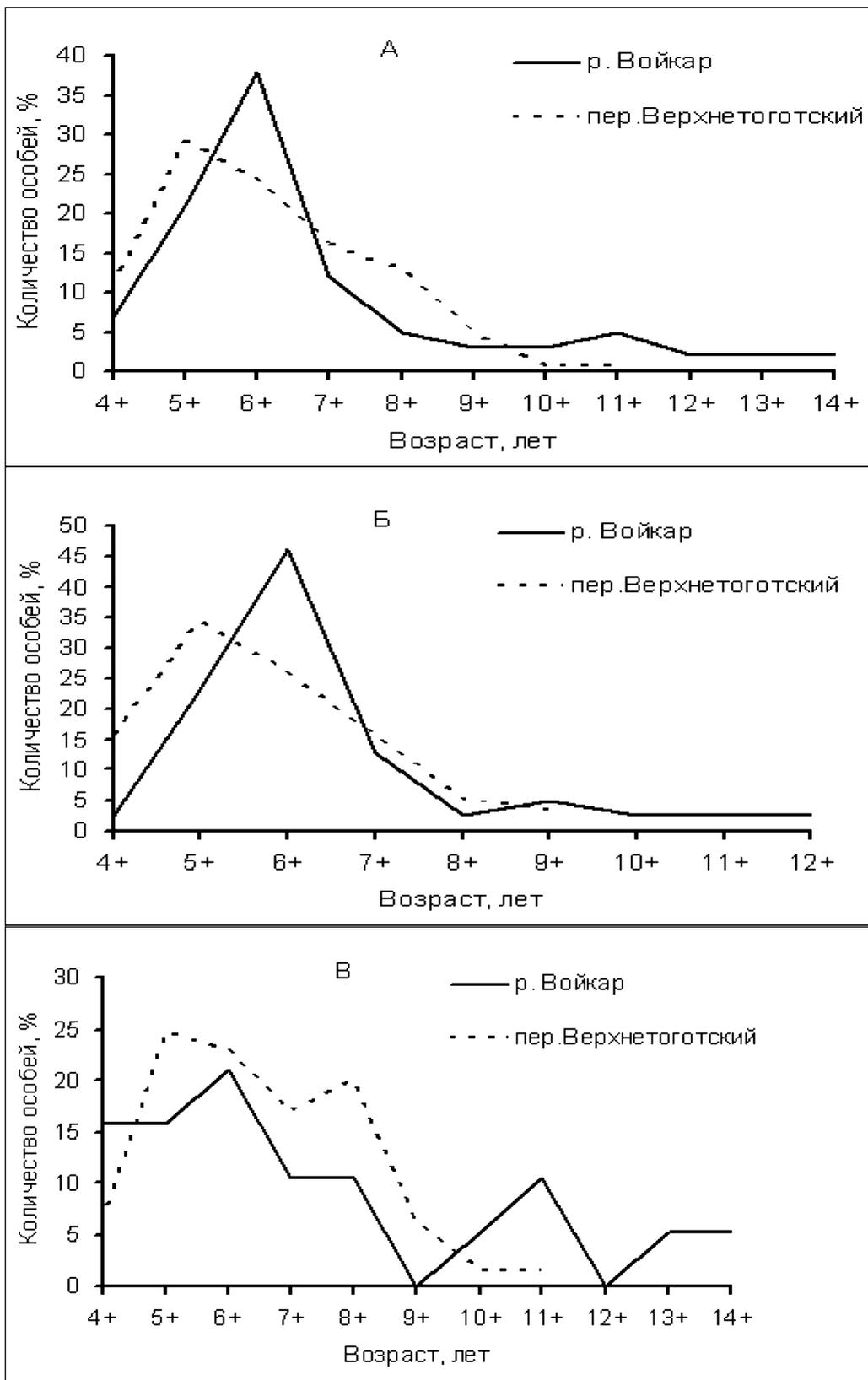


Рис. 1. Возраст налима из выборок собранных на перекате Верхнетоготский (нижняя Обь) в 1999 г. и на нерестилище р. Войкар в 2000 г.
 А – сравнение возраста в целом по выборке; Б – сравнение возраста самцов;
 В – сравнение возраста самок

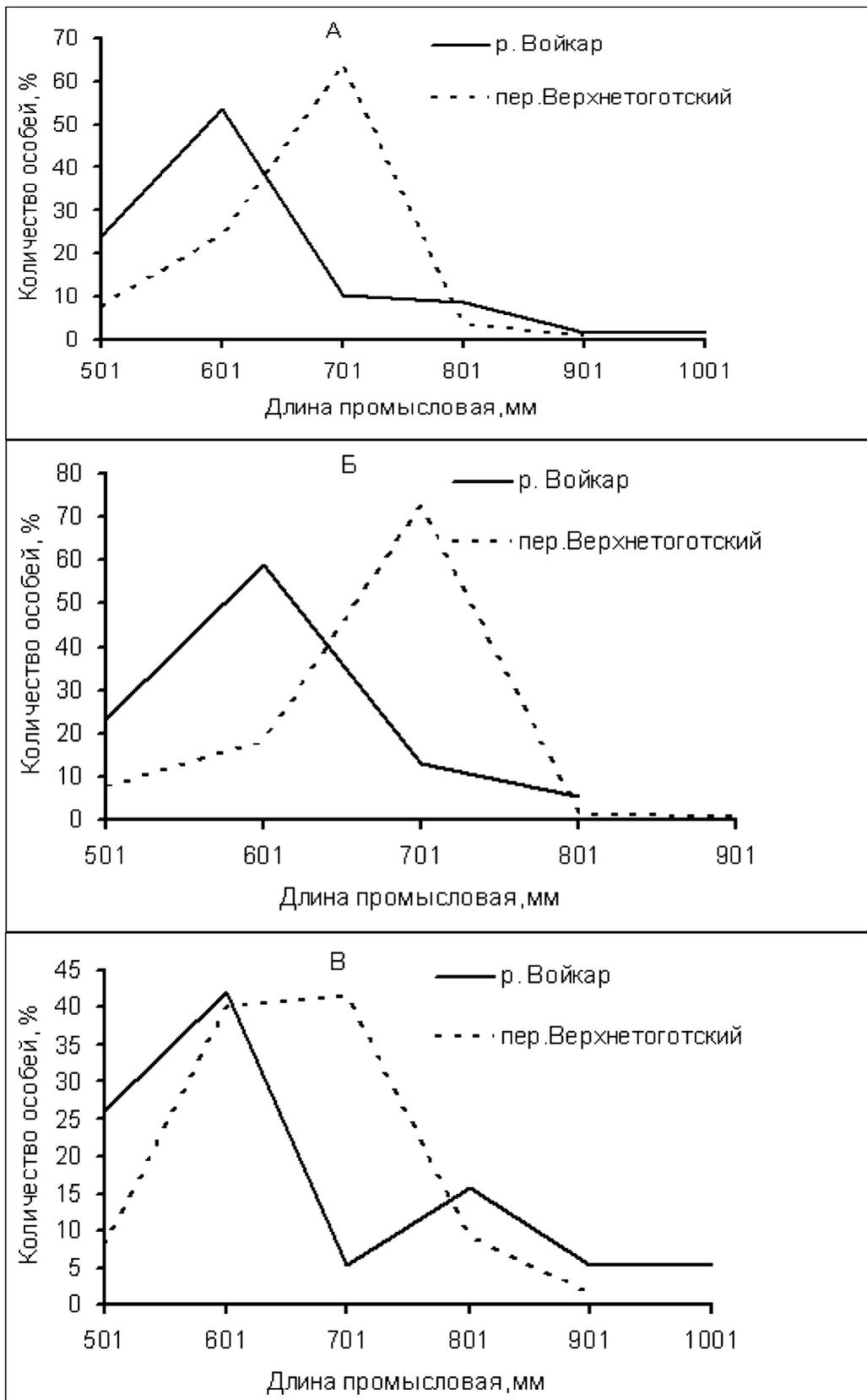


Рис. 2. Промысловая длина налима из выборок собранных на перекате Верхнетоготский (нижняя Обь) в 1999 г. и на нерестилище р. Войкар в 2000 г. А – сравнение размеров в целом по выборке; Б – сравнение промысловой длины самцов; В – сравнение промысловой длины самок

Таблица 1

Размерно-возрастные особенности налима, Нижняя Обь, перекат Верхнетоготский, декабрь 1999 г.

Возраст производителей	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	Всего
N, самцы	9	20	15	9	3	2	-	-	58
N, самки	4	16	15	11	13	4	1	1	65
Соотношение полов (самцы : самки)	69:31	56:44	50:50	45:55	19:81	33:67	0:100	0:100	47:53
Встречаемость в уловах, %	10,6	29,3	24,4	16,2	13	4,9	0,8	0,8	100
Промысловая длина тела, мм (самцы)	<u>545-655</u> 591 (40)	<u>520-680</u> 615 (41)	<u>585-740</u> 666 (46,5)	<u>635-800</u> 722 (52,1)	<u>710-810</u> 747 (55,1)	<u>740-915</u> 828	-	-	<u>520-915</u> 655 (74)
Промысловая длина тела, мм (самки)	<u>540-640</u> 591 (56,3)	<u>585-740</u> 665 (43,6)	<u>595-770</u> 679 (48)	<u>635-875</u> 760 (62,5)	<u>700-860</u> 772 (42,4)	<u>750-840</u> 784 (39)	910	880	<u>540-910</u> 716 (79)
Промысловая длина тела, мм (общая)	<u>540-655</u> 591 (43,1)	<u>520-740</u> 638 (48,7)	<u>585-770</u> 672 (47)	<u>635-875</u> 743 (60)	<u>700-860</u> 767 (44,1)	<u>740-915</u> 798 (67)	910	880	<u>520-915</u> 687 (82,5)

Примечание: В числителе указаны граничные значения, в знаменателе – средние показатели, в скобках – стандартное отклонение.

Таблица 2

Размерно-возрастные особенности производителей налима, р. Войкар, 2000 г.

Возраст производителей	4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	14+	Всего
N, самцы	1	9	18	5	1	2	1	1	1	-	-	39
N, самки	3	3	4	2	2	-	1	2	-	1	1	19
Соотнош. полов (самцы: самки)	25:75	75:25	82:18	71:29	33:67	100:0	50:50	33:67	100:0	0:100	0:100	67:33
Встречаем. в уловах, %	7	21	38	12	5	3	3	5	2	2	2	100
Промысл. длина тела, мм (самцы)	604	<u>553-666</u> 605 (33)	<u>570-667</u> 616 (26,5)	<u>636-799</u> 679 (68)	723	<u>738-876</u> 807 (98)	718	799	833	-	-	<u>553-876</u> 647 (74)
Промысл. длина тела, мм (самки)	<u>502-589</u> 551 (45)	<u>574-605</u> 594 (17,1)	<u>599-676</u> 644 (36)	<u>617-651</u> 634 (24)	<u>616-728</u> 672 (79)	-	871	<u>868-886</u> 877 (12,7)	-	982	1027	<u>502-1027</u> 698 (152)
Промысл. длина тела, мм (общая)	<u>502-604</u> 565 (45)	<u>553-666</u> 602 (29,5)	<u>570-676</u> 621 (29)	<u>617-799</u> 666 (60,5)	<u>616-728</u> 689 (63)	<u>738-876</u> 807 (98)	<u>718-871</u> 795 (108)	<u>799-886</u> 851 (46)	833	982	1027	<u>502-1027</u> 663 (107)

Примечание: В числителе указаны граничные значения, в знаменателе – средние показатели, в скобках – стандартное отклонение.

Таблица 3

Половозрастная структура взрослого налима из выборок собранных на различных уральских нерестовых притоках за ряд лет

Возраст производителей		4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	Всего
Р. Собь, 1996 г.	N, самцы	-	2	6	17	27	8	2	2	-	-	64
	N, самки	-	-	-	3	6	1	2	3	-	-	15
	Соотношение полов (самцы : самки)	-	100:0	100:0	85:15	82:18	89:11	50:50	40:60	-	-	81:19
	Встречаемость в уловах, %	-	2,5	7,6	25,3	41,8	11,4	5,1	6,3	-	-	100
Р. Собь, 1997 г.	N, самцы	-	-	-	2	9	8	14	7	2	1	43
	N, самки	-	-	-	-	2	4	3	2	-	1	12
	Соотношение полов (самцы : самки)	-	-	-	100:0	82:18	67:33	82:18	78:22	100:0	50:50	78:22
	Встречаемость в уловах, %	-	-	-	3,7	20	21,8	30,9	16,4	3,6	3,6	100

Возраст производителей		4+	5+	6+	7+	8+	9+	10+	11+	12+	13+	Всего
Р. Сосьва, 1998 г.	N, самцы	-	1	5	-	6	2	1	-	-	-	15
	N, самки	-	-	-	-	3	5	3	-	-	-	11
	Соотношение полов (самцы : самки)	-	100:0	100:0	-	67:33	29:71	25:75	-	-	-	58:42
	Встречаемость в уловах, %	-	3,9	19,2	-	34,6	26,9	15,4	-	-	-	100
Р. Войкар, 1999 г.	N, самцы	2	1	-	-	1	1	-	-	-	-	5
	N, самки	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-	3
	Соотношение полов (самцы : самки)	100:0	100:0	-	-	50:50	33:67	-	-	-	-	63:37
	Встречаемость в уловах, %	25	12,5	-	-	25	37,5	-	-	-	-	100
Р. Войкар, 2000 г. (весна).	N, самцы	-	1	-	6	2	-	-	-	-	-	9
	N, самки	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-	2
	Соотношение полов (самцы : самки)	-	50:50	-	86:14	100:0	-	-	-	-	-	82:18
	Встречаемость в уловах, %	-	18,2	-	63,6	18,2	-	-	-	-	-	-
Р. С. Сосьва, 2001 г.	N, самцы	2	2	1	-	-	-	-	-	-	-	5
	N, самки	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	2
	Соотношение полов (самцы : самки)	67:33	67:33	100:0	-	-	-	-	-	-	-	71:29
	Встречаемость в уловах, %	42,9	42,9	14,2	-	-	-	-	-	-	-	100
Р. Сыня, 2004 г.	N, самцы	-	2	4	-	-	-	-	-	-	-	6
	N, самки	1	1	2	1	-	-	-	-	-	-	5
	Соотношение полов (самцы : самки)	0:100	67:33	67:33	0:100	-	-	-	-	-	-	55:45
	Встречаемость в уловах, %	9,1	27,3	54,5	9,1	-	-	-	-	-	-	100

наблюдаться массовая гибель производителей. Так, на р. Войкар весной 2004 г. в 18 км выше по течению от пос. Вершина Войкар нами отмечен подобный случай – на участке косы в 200 кв. м. было обнаружено 48 экз. налима возраста от 3+ до 13+, при промысловой длине тела от 50 до 100 см.

Вполне понятно, что после сезона нереста организм производителей нуждается в восстановлении. Однако, физиология организма самцов отличается от физиологии организма самок. Как отмечает В.Н. Сорокин (1976), «продолжительность преднерестового развития семенников и яичников сильно различается... развитие гонад самцов длится 3 месяца, а самок – 5». Следовательно, в год нереста самцы, по сравнению с самками, имеют два дополнительных месяца для нагула в течении которых они могут восполнить недостающие энергетические запасы и подготовиться к нересту. По нашему мнению, это является причиной того, что часть самцов на следующий год после нереста снова совершает анадромную нагульно-нерестовую миграцию.

Таким образом, к тезису о том, что в жизненном цикле налима прослеживается чередование нерестовых и нагульных лет жизни (Тюль-

панов, 1966, Сорокин, 1976, Копориков, 2006), вероятно, следует добавить, что часть самцов, при благоприятных условиях нагула, может избегать пропуска нереста. Повышенная численность самцов над самками (67:33) в бассейне Нижней Оби в преднерестовый период по сравнению (Сорокин, 1976) с байкальской популяцией (57 : 43) говорит о более благоприятных условиях нагула для нижеобской популяции.

Попытаемся рассмотреть схему динамического соотношения полов в нижеобской популяции налима.

Суммарное (по нагульным и нерестующим особям) соотношение самцов : самок, исходя из наших выборок, составляет 54:46. Известно (Сорокин, 1976; Сергеев, 1959 и др.), что самцы созревают на 1–2 года раньше самок. Большая часть самок, не достигших половой зрелости (3+–4+), остаётся на зимовку в Обской губе. То есть из вероятного первоначального соотношения полов 50:50 в пойме Оби к периоду нагула это соотношение смещается (здесь рассматривается Обь без Обской губы) в сторону доминирования самцов. Самцы возраста 3+–4+, поднявшиеся с вонзевым ходом из губы к местам нагула к концу периода открытой воды, в зависимости от индивидуальных особенностей

нагула, могут разделяться на два потока (совершающих нагульно-нерестовую миграцию к местам нереста и продолжающих нагуливаться с последующим скатом в предзаморный период в Обскую губу). Следовательно, в пойме Нижней Оби среди младших возрастных групп налима доминируют самцы. С учетом того, что часть самцов может не пропускать сезон нереста для нагула, их доля в нерестовой группе увеличивается. Самки, наоборот, поздно вступающая в половозрелый период (массово в возрасте 5+–6+) после нереста, для восстановления энергетических запасов, вынуждены пропускать один – два сезона размножения. В связи с этим их доля в нагульной группе рыб вырастает, одновременно снижаясь в нерестовой. Из-за высокой смертности производителей в зимне-весенний посленерестовый период доля старшевозрастных самцов сокращается более резко, чем самок (значительная доля которых пропускает сезон нереста, являясь своего рода резервом воспроизводства популяции).

Таким образом, соотношение полов в нагульных и нерестовых группах популяции неодинаково. Преобладание самцов над самками в период размножения за счет притока впервые созревающих младшевозрастных особей, а также наличие повторно нерестящихся особей обеспечивает большую вероятность оплодот-

ворения икры (индивидуальная абсолютная плодовитость самок обского налима может достигать 5 млн. икринок (Тюльпанов, 1966)) при повышенных скоростях течения на нерестилищах (Копориков, 2003). В то же время, пропуск нереста самками позволяет им более полно подготовиться к периоду размножения, создавая, своего рода, резерв за счет более растянутого во времени репродукционного периода жизни.

ВЫВОДЫ

Часть самцов, при благоприятных условиях нагула, может повторно приходить на нерест два или более лет подряд.

Преобладание самцов над самками в период размножения обеспечивает большую вероятность оплодотворения икры.

В посленерестовый период часть производителей погибает, что связано как с исчерпанием энергетических запасов организма, так и с крайне низкой численностью потенциальных жертв. Из-за преобладания в нерестовой группе пировки самцов (а также из-за их более низкого коэффициента упитанности) их элиминация в целом по популяции происходит быстрее, чем у самок.

Пропускающие нерест самки имеют возможность лучше подготовиться к периоду размножения, при этом они находятся, в своего рода, репродукционном резерве.

ЛИТЕРАТУРА

- Богдашкин Б.Е., Еньков Ю.М., Кочетков П.А.** 1983. Некоторые биологические характеристики обского налима в период катадромной миграции // Биология и экология гидробионтов экосистемы Нижней Оби. Свердловск: УрО АН СССР: 132–136.
- Копориков А.Р.** 2003. Нерест и нерестилища полупроходного налима на р. Войкар // Научный вестник. Биологические ресурсы Полярного Урала. Вып. 3, ч. 2. Салехард: 11–16.
- Копориков А.Р.** 2006. К вопросу об особенностях распределения взрослых особей налима в бассейне нижней Оби в начале зимнего периода // Научный вестник № 1 (38). Биота Ямала и проблемы региональной экологии. Салехард: 112–118.
- Никольский Г.В.** 1965. Теория динамики стада рыб как биологическая основа рациональной эксплуатации и воспроизводства рыбных ресурсов // М.: Наука: 1–382.
- Сергеев Р.С.** 1959. Материалы по биологии налима Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. Т. 1, вып. (4): 235–258.
- Сорокин В.Н.** 1976. Налим озера Байкал. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние: 1–144.
- Тюльпанов М.А.** 1966. Налим Обь-Иртышского бассейна (биолого-промысловый очерк). Томск, изд-во Томск, гос. ун-та: 1–20.