

УДК 597.554.3(282.257.583.1)

М.Е. Шаповалов*

Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4

ВНУТРИВИДОВАЯ СТРУКТУРА ВЕРХОГЛЯДА *CHANODICHTHYS ERYTHROPTERUS* ОЗЕРА ХАНКА

Впервые исследована внутривидовая структура верхогляда *Chanodichthys erythropterus* бассейна оз. Ханка. На основании многолетних исследований изучены морфологические различия, рост и размерно-возрастная структура выделяемых в озере форм верхогляда, особенности их размножения и формирования численности. Предложена методика оценки достоверности определения возраста верхогляда по чешуе. Рассмотрен теоретически возможный механизм образования выделяемых форм в оз. Ханка.

Ключевые слова: карповые, уклееподобные, верхогляд, морфологические различия, тугорослая форма, многомерное шкалирование, места нереста, кривые смертности, формирование численности, внутривидовая структура, локальные популяции.

Shapovalov M.E. Intraspecific structure of skygazer *Chanodichthys erythropterus* in Khanka Lake // *Izv. TINRO*. — 2010. — Vol. 162. — P. 36–60.

Intraspecific structure of skygazer *Chanodichthys erythropterus* in Khanka Lake is investigated for the first time. Morphological distinctions between its forms dwelling the Lake are revealed, growth and size-age structure of each form are analyzed, features of their reproduction are determined on the base of long-term surveys. The technique is proposed for estimation of its age definition reliability on scales. Possible mechanism of the forms splitting is discussed.

Key words: Cyprinidae, Cultrinae, skygazer, morphological distinction, slowly-growth form, multidimensional scaling, spawning grounds, mortality, reproduction, intraspecific structure, local population.

Введение

Озеро Ханка — крупнейший на Дальнем Востоке России пресноводный водоем. С бассейном Амура озеро связывает р. Сунгача длиной 212 км, впадающая в р. Уссури на расстоянии более 450 км от слияния последней с р. Амур. Таким образом, оз. Ханка является наиболее удаленным и относительно изолированным водоемом южной части бассейна Амура. По разнообразию фауны (87 видов (Новомодный и др., 2004; Барабанщиков и др., 2006; Svirsky, Varabanshikov, 2010), что составляет более 70 % от числа видов р. Амур и ¼ всех пресноводных рыб фауны России) небольшой с географической точки зрения бассейн озера не имеет аналогов не только в России, но и во всей Палеарктике. При этом в озере, как и во всем бассейне Амура, преобладают виды сино-индийского происхожде-

* Шаповалов Максим Евгеньевич, кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: shapovalov@tinro.ru.

ния (до 42 % общего их числа) (Богущая, Насека, 1997). Однако нигде в бассейне Амура эти рыбы не достигают такой численности и биомассы, как в оз. Ханка, где они составляют до 85 % улова рыб (Барабанщиков, Шаповалов, 2006). Среди них ведущее положение занимает верхогляд *Chanodichthys erythropterus*, дающий до 25 % (более 100 т) общего годового улова в озере (Шаповалов, 2008). Исследователями 1930-х гг. это озеро так и называлось “верхоглядным” (Отчет ..., 1932).

Верхогляд, наряду с близкими видами сино-индийской ихтиофауны, распространен в водоемах обширной территории юго-восточной Азии от бассейна Амура до рек Северного Вьетнама в районах, значительно различающихся по климатическим и гидрологическим условиям (Banagrescu, 1972; Богущая, Насека, 1997). При этом авторами, изучавшими биологию верхогляда в бассейне Амура в середине прошлого века, выражалось мнение об обособленности верхогляда оз. Ханка (Никольский, 1956), а некоторые (Yih, Chu, 1959) даже выделяли его в ранг подвида (табл. 1). В настоящее время таксономический статус верхогляда остается дискуссионным (Богущая, Насека, 1997, 2004). Ряд исследователей считает этот вид монотипичным (Wei et al., 2008; Zhang et al., 2008). Возможно, что такая “таксономическая стабильность” верхогляда и близких видов может являться следствием отсутствия таксономических ревизий на видовом уровне и сведений о морфологической изменчивости в пределах ареалов (Черешнев, 1998).

В обширном бассейне р. Амур, охватывающем несколько термических зон (Калмыкова, 1959), существуют все предпосылки для проявления изменчивости рыб. Особенным своеобразием отличается оз. Ханка. Удаленность и относительная изолированность, специфика гидрологического режима, значительная площадь и крайнее южное положение озера создают условия для возникновения специфических адаптаций населяющих его гидробионтов.

Проведенные ранее исследования (Шаповалов и др., 2005) показали, что верхогляд оз. Ханка морфологически неоднороден. При этом выделяемые формы обладают избирательностью к местам нереста, различиями в темпе роста (Шаповалов, Шелехов, 2006) и в возрасте полового созревания (Курдяева, 1998).

Высокая промысловая ценность верхогляда оз. Ханка обуславливает перспективность работ по охране и восстановлению его запасов как естественным, так и искусственным путем. В связи с этим исследования биологии и внутривидовой структуры ханкайского верхогляда как единицы запаса этого вида в бассейне Амура представляются весьма актуальными и имеют как научное, так и практическое значение, в частности для решения вопросов рыболовства на российской акватории, а также с организациями, регулирующими промысел на оз. Ханка со стороны КНР.

Цель настоящей работы — выяснение внутривидовой структуры верхогляда оз. Ханка.

Материалы и методы

В основу работы положены материалы, собранные при участии автора с 1997 по 2007 г. в бассейне оз. Ханка, рек Сунгача и Уссури, архивные материалы ТИПРО-центра, а также архивные материалы и образцы верхогляда р. Амур, предоставленные сотрудниками ХфТИПРО (табл. 2).

Лов производился ставными сетями с ячеей 10–100 мм в оз. Ханка круглогодично, в реках Уссури и Сунгари в летний период, в р. Амур — в осенний и зимний периоды. Биологический анализ производился по общепринятым в ихтиологической практике методикам (Правдин, 1966).

Для морфометрии использовали взрослых рыб разных размеров. Все измерения выполнены на свежем материале, на левой стороне тела. При морфометрическом анализе пользовались схемой измерения карповых рыб (Правдин, 1966), внося в нее некоторые изменения и введя дополнительные измерения головы.

Taxonomy of skygazer according to Russian and Chinese authors	
Отечественные данные (Никольский, 1956; Богдацкая, Насека, 2004)	Данные ученых КНР (Yih, Chu, 1959; Chen, 1998)
Вид	Вид
Верхогляд	Верхогляд
Ареал	Ареал
<i>Chanodichthys erythropterus</i> (Basilewsky, 1855)	<i>Erythroculter ilishaeformis</i> (Bleeker) Yih et Chu (1959)
Синонимы: <i>Culter erythropterus</i> Basilewsky, 1855 <i>Culter ilishaeformis</i> Bleeker, 1871a <i>Culter sieboldii</i> Dybowski, 1872 <i>Erythroculter ilishaeformis ilishaeformis</i> Banarescu, 1967	Синонимы (некоторые): <i>Culter alburnus</i> Basilewsky, 1855 <i>Culter ilishaeformis</i> Bleeker, 1871 <i>Culter sieboldii</i> Dybowski, 1872 <i>Culter aokii</i> Oshima, 1919 <i>Culter hypselonotus</i> Fowler (non Bleeker), 1924 <i>Culter erythropterus</i> : Mori (non Basilewsky), 1928; Chu, 1931; Thang, 1933; Lin, 1934; Miao, 1934; <i>Erythroculter erythropterus</i> (Bas) Berg, 1949; Nichols, 1928; Thang, 1932
	Озера Ханка, Цзинбоху, Ухань, Лянцзыху
	Реки Амур, Янцзы, Сунгари, Уссури, Вэйцзян
	Верхогляд р. Сунгари Согласно Yih и Chu (1959), отличается от верхогляда остального бассейна Амура и р. Янцзы и является подвидом: <i>Erythroculter ilishaeformis sungarinensis</i> (Yih, Chu, 1959)

Для сравнительного анализа признаки индексировались по длине тела (AD), длине туловища (OD) и длине головы (AO), а для многомерного статистического анализа также дополнительно нормировались согласно методике (Андрукович, 1990).

Возраст определялся по чешуе, собранной под спинным плавником над боковой линией (Чугунова, 1959; Правдин, 1966). Подсчет склеритов проводился на оптических комплексах Otolith Daily Ring Measurement System 1.1 и Optimas 6.5. Число склеритов и межсклеритные расстояния определяли при увеличении $\times 80$. Годовые кольца измерялись при увеличении $\times 16$ или $\times 40$ в зависимости от размера чешуи. Для расчисления возраста верхогляда использовался каудальный (бóльший) радиус чешуи, так как именно в этом направлении наиболее четко просматриваются годовые кольца.

Плодовитость определялась счетно-весовым методом (Правдин, 1966) путем под-

Источник материала	Data description				
	Общий биоанализ, тыс. экз.	Массовый промер, тыс. экз.	Морфометрия, экз.	Определение возраста, экз.	Плодовитость, экз.
Оз. Ханка:					
наши данные	1,70	1,5	431	620	45
архив, данные литературы	2,0	0,5	—	—	—
Р. Уссури:					
наши данные	—	—	23	—	—
Р. Амур:					
наши данные*	0,056	—	25	53	—
архив, данные литературы	—	—	—	937	—
Всего	3,756	2,0	479	1610	45

* Большая часть материала для анализа предоставлена сотрудниками ХфТИНРО.

счета икринок в фиксированной навеске. Масса навески составляла 0,2–0,4 г. Исследовались потенциальная плодовитость (ПП), включающая общее число ооцитов самки, относительная плодовитость (ОП) — количество ооцитов, отнесенное к 1 г общей массы тела, и конечная плодовитость (КП), характеризующая число ооцитов основной порции, реализуемой в период нереста (Иванков, 2001).

Результаты и их обсуждение

Морфологическая структура популяции верхогляда оз. Ханка

В вопросе о таксономическом статусе родов *Culter* и *Chanodichthys* (*Erythroculter*) до настоящего времени сохраняется путаница, связанная с различным трактованием китайскими и отечественными исследователями описания и рисунков рыб этих родов, впервые сделанных Базилевским (Basilewsky, 1855). Китайскими учеными (Yih, Chu, 1959) впервые был описан подвид верхогляда из р. Сунгари — *Erythroculter ilishaeformis sungarinensis*, отличающийся от собственно верхогляда — *Erythroculter ilishaeformis ilishaeformis*, описываемого по экземплярам из оз. Ханка и обитающего в бассейне Амура и Янцзы (рис. 1). Однако в работах китайских авторов (Yih, Chu, 1959; Wu, 1964; Zhang, 1995; Chen, 1998) не представлено четкого диагноза этого подвида, хотя отмечаются его отличия по относительной величине глаз, высоте тела и некоторым особенностям биологии. В отечественной литературе (Никольский, 1956) также указывается на отличия верхогляда оз. Ханка от рыб р. Амур по ряду признаков, включая упоминаемые в китайских источниках (Yih, Chu, 1959; Wu, 1964; Zhang, 1995; Chen, 1998), и отмечается, что верхогляд оз. Ханка, несомненно, представляет обособленное стадо.

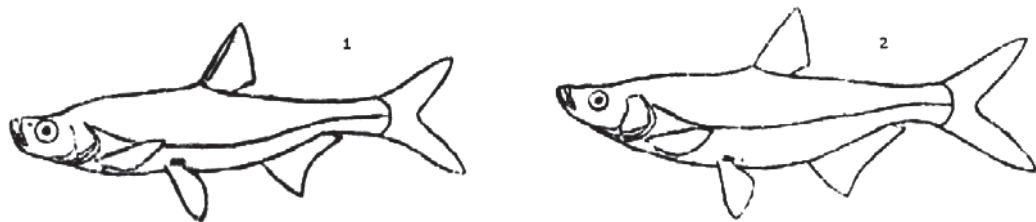


Рис. 1. Форма тела верхогляда оз. Ханка (1) и р. Амур (2) (Yih, Chu, 1959)

Fig. 1. Body shape of the skygazer from Khanka Lake (1) and the Amur (2) (Yih, Chu, 1959)

Нами обнаружено, что в оз. Ханка существуют две устойчивые группировки верхогляда, имеющие ряд морфологических различий, характерные внешние особенности которых отражены на рис. 1. Мы условно обозначили их как форма 1 и форма 2. Помимо этого, в озере уже с 40-х гг. прошлого века отмечается тугорослая форма верхогляда (Курдяева, 1998).

При сборе материала не все исследуемые рыбы были идентифицированы как особи форм 1 и 2, так как, во-первых, первоначально мы не разделяли верхогляда на формы, а во-вторых, имелись рыбы, идентификация которых оказалась затруднена. Поэтому вначале был проведен предварительный отбор особей и признаков, пригодных для проведения многомерного статистического анализа. Всего было отобрано более 400 экз. рыб. Они анализировались по 30 признакам. Далее признаки индексировались и нормировались (Андрукович, 1990). Подготовленные таким образом признаки были использованы при разделении форм с применением дискриминантного анализа.

В целях разработки правила классификации методами многомерной статистики для начала были отобраны рыбы, которые в полевых условиях разделены оператором как особи формы 1 и формы 2. При разделении обучающей совокупности методом дискриминантного анализа доля верно определенных рыб составила 89 %. При этом анализ связи дискриминантной функции с длиной показал, что найденные различия не связаны с размерной изменчивостью (рис. 2).

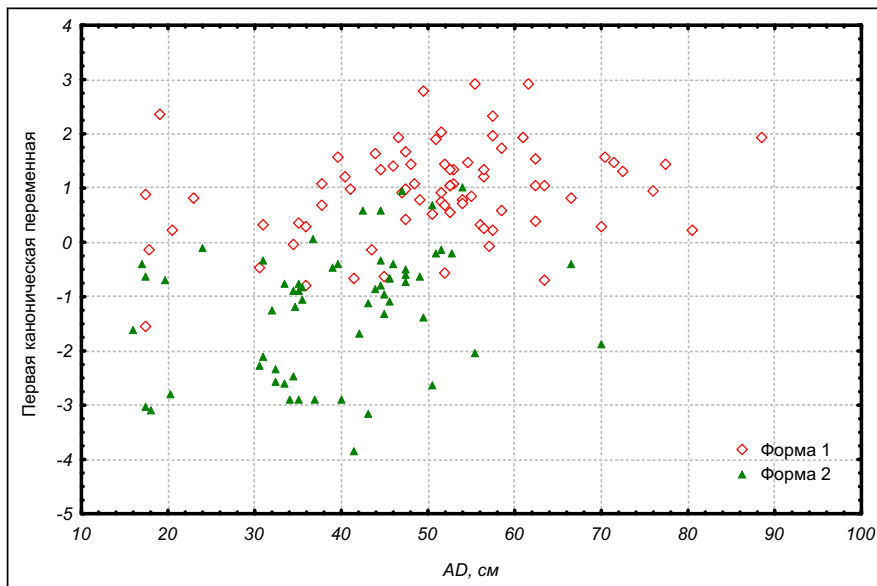


Рис. 2. Зависимость значений первой канонической переменной от размеров 1- и 2-й форм верхогляда

Fig. 2. Dependence of the first canonical variable on the size of the 1st and 2nd forms of skygazer

Далее выборки обеих форм были разбиты на две части, одна из которых выступала в роли обучающей совокупности, а другая — в роли контрольной. С помощью дискриминантного анализа по обучающей совокупности строилась дискриминантная функция (обучающее правило). На контрольной выборке осуществлялась проверка качества разделения. При этом в процессе работы обучающая и контрольная выборки менялись местами. В результате показатель верной классификации в обучающей выборке составил 91,0 %, а в контрольной — 85,3 %. Полагая, что среди крупного половозрелого верхогляда оз. Ханка существует только две формы, на основании сформированного нами решающего правила мы разделили на морфотипы всех рыб, в том числе и тех, которые первоначально

начально в полевых условиях не были разделены, и в дальнейшем морфологическом анализе нами использовались уже результаты этого разделения.

Для выяснения морфометрических взаимоотношений между верхоглядом 1-, 2-й и тугорослой форм был применен канонический анализ. Выяснилось, что изучаемые совокупности образуют единое облако точек (рис. 3), где особи разных морфотипов занимают обособленное положение, хотя имеются и наложения.

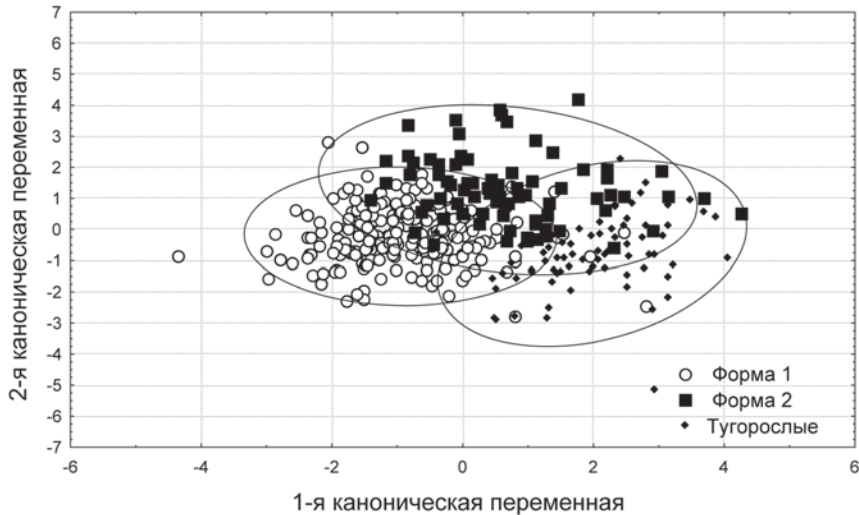


Рис. 3. Распределение выборок половозрелых особей верхогляда 1-, 2-й и тугорослой форм в пространстве канонических переменных

Fig. 3. Distribution of the samplings for mature skygazers of the 1st, 2nd, and slowly-growing forms in the space of canonical variables

Таким образом, на основании данных морфологического анализа мы установили, что в оз. Ханка существует три формы верхогляда — тугорослая и две быстрорастущие.

Далее были рассмотрены морфологические взаимоотношения имеющихся у нас выборок верхогляда из оз. Ханка, рек Уссури и Амур. При этом выборки также погружались в пространство канонических переменных и производился подсчет расстояний Махаланобиса, которые выражают обобщенные различия по всему комплексу признаков одним числом и представлены в виде матрицы, описывающей квадраты расстояний между центрами групп (центроидами).

Для упрощения анализа полученной матрицы она была представлена в виде точек в маломерном пространстве с помощью многомерного шкалирования (рис. 4). Мерность пространства и качество аппроксимации данных распределений центроидов в пространстве многомерного шкалирования определены с помощью показателя “стресса” и по диаграмме Шеппарда (Боровиков, 2001).

По шкале 1 (рис. 4) выборки разделяются по размерам на мелких (тугорослые и молодь) и остальных крупных рыб. Значения для крупных рыб близки, однако центроид формы 2 смещен в сторону мелких рыб.

Таким образом, некоторое влияние на распределение центров выборок оказывают размеры тела рыб. По шкале 2 все половозрелые рыбы четко разделены по географическому принципу: в отрицательной части оси сгруппированы рыбы из оз. Ханка, а в положительной — из бассейна Амура. Необходимо отметить, что центроид молодки верхогляда из оз. Ханка располагается в положительной части шкалы 2 близко к амурским рыбам, что свидетельствует о схожести морфологии ханкайских рыб на ранних этапах онтогенеза с амурскими. Кластерный анализ этих же данных с использованием различных методов показывает схожие результаты (рис. 5).

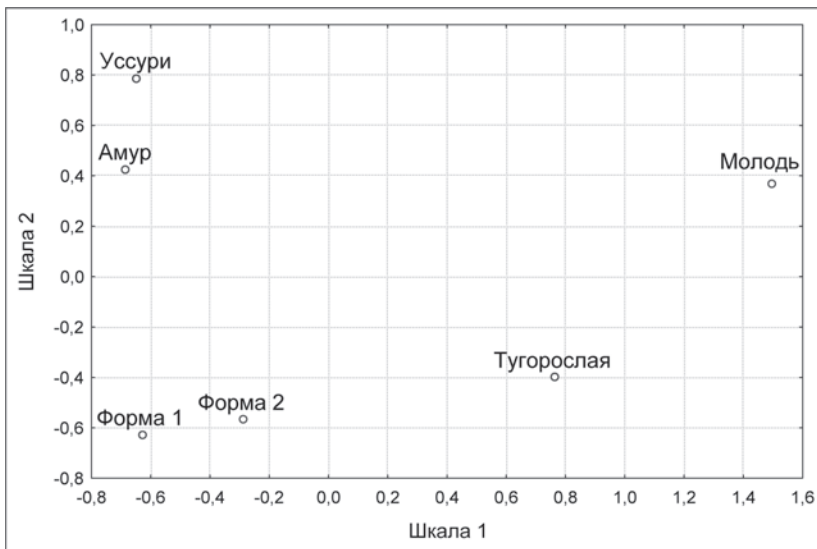


Рис. 4. Расположение центров выборок верхогляда бассейна Амура в пространстве многомерного шкалирования

Fig. 4. Arrangement of centroids for the samplings of skygazer from the Amur in the space of multidimensional scaling

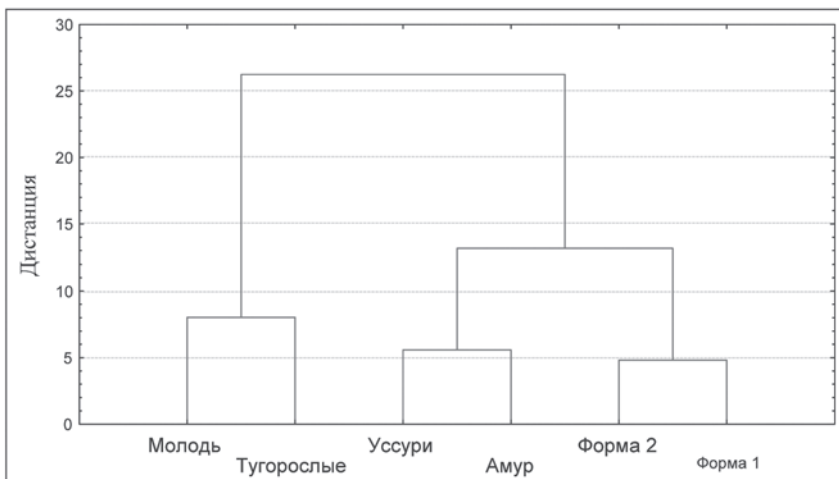


Рис. 5. Кластерный анализ данных по морфологии групп верхогляда методом аггломерации (Уорда)

Fig. 5. Clusterization by the agglomeration method (Ward method) of the data on skygazer morphology

Попарное сравнение по критерию Стьюдента средних для независимых выборок индексированных признаков показало высокий уровень значимости различий средних значений для большого количества морфологических признаков выделяемых форм.

Далее была проведена визуальная оценка средних значений и размаха изменчивости всех исследуемых нами признаков в пределах 95 %-го доверительного интервала для 1-, 2-й и тугорослой форм из оз. Ханка, рыб из рек Амур и Уссури, а также молоди верхогляда оз. Ханка без разделения на формы. Был выделен ряд признаков (табл. 3), менее всего связанных с размерами тела и головы, объединяющих рыб 2-й и тугорослой форм из оз. Ханка, отличающих рыб из оз. Ханка от верхогляда из среднего и нижнего Амура, а также тугорослых рыб от молоди.

Таблица 3

Значения отличительных признаков форм верхогляда оз. Ханка и р. Амур
(обозначения даны по И.Ф. Правдину (1966) с дополнениями)

Table 3

Values of distinctive signs of the skygazer forms in Khanka Lake and the Amur
(the signs noted according to Pravdin (Правдин, 1966), with additions)

Признак	Верхогляд оз. Ханка	Верхогляд р. Амур
Толщина головы FF, % от АО	< 41,0	> 40,8
Длина нижней челюсти Dent, % от OD	> 12,30	< 12,30
Высота тела GH, % от АО	< 109,3	> 110,1
Высота тела GH, % от OD	< 28,3	> 28,4
Высота хвостового стебля IK, % от AD	< 8,9	> 9,0
Высота хвостового стебля IK, % от АО	< 42,2	> 42,7
Антепектральное расстояние AV, % от AD	> 21,8	< 21,5
	Форма 1	Форма 2 и тугорослая
Длина рыла AN, % от AD	< 5,3	> 5,3
Длина брюшного плавника ZZ1, % от AD	< 17,3	> 17,4
Антедорсальное расстояние AQ, % от АО	> 237,3	< 233,3
	Форма 1	Остальные
Антедорсальное расстояние AQ, % от АО	> 237,3	< 235,9
Антепектральное расстояние AV, % от АО	> 104,6	< 104,5
	Молодь	Тугорослые
Межглазничное расстояние (ширина лба) LL, % от АО	> 16,1	< 15,6
Межглазничное расстояние (ширина лба) LL, % от AD	> 3,5	< 3,3
Длина нижней челюсти Dent, % от АО	< 46,2	> 47,0
Постдорсальное расстояние RD, % от OD	> 52,6	< 52,4
Длина основания анального плавника YY1, % от AD	> 21,3	< 21,2
Длина основания анального плавника YY1, % от OD	> 26,5	< 26,3

Значимых различий между формами по меристическим признакам (количество чешуй в боковой линии, мягких лучей в спинном и анальном плавниках и жаберных тычинок на первой жаберной дуге) не выявлено.

Рост и размерно-возрастная структура верхогляда оз. Ханка

Как было показано ранее (Шаповалов, Шелехов, 2006), периодичность изменения ширины склеритов на чешуе верхогляда отнюдь не всегда годовая и использовать склеритограммы у данного вида для определения возраста практически невозможно. В то же время на чешуе верхогляда имеются кольца так называемого сельдевого типа (Лапин, 1965), как бы прерывающие закономерную закладку склеритов. Они и раньше считались годовыми, существовали лишь различные мнения об их отчетливости и пригодности для определения возраста (Пробатов, 1935; Чу, 1935; Константинов, 1958). Нами данные кольца также рассматривались как годовые. Было выяснено, что взаимосвязь между относительным радиусом первого и последующих годовых колец у верхогляда всегда линейная и хорошо заметна даже при небольшом количестве данных, что дает возможность контроля правильности определения возраста (Шаповалов, Шелехов, 2006).

Для уточнения оцененного по кольцам возраста применяли следующую процедуру. Методом наименьших квадратов последовательно определялись параметры линейной зависимости второго и последующих колец от радиуса первого для каждого из выделенных морфотипов, а также границы 90 %-ного предсказуемого интервала для каждого распределения. И если значение выходило за границы этого интервала по уравнениям расчисляли значения относительных радиусов соответствующих колец. Как правило, оказывалось, что если сильно смещенным от среднего было значение радиуса первых колец, то и далее на последую-

ющих кольца отмечалось устойчивое смещение. Это, на наш взгляд, свидетельствовало о пропуске какого-либо кольца при визуальном подсчете или же о принятии дополнительного кольца за годовое (в зависимости от того, выше или ниже предсказанного 90 %-ного интервала оказывалась метка).

Уточненные таким образом темп роста и величины годовых приростов выделяемых форм верхогляда оз. Ханка и р. Амур представлены на рис. 6 и в табл. 4.

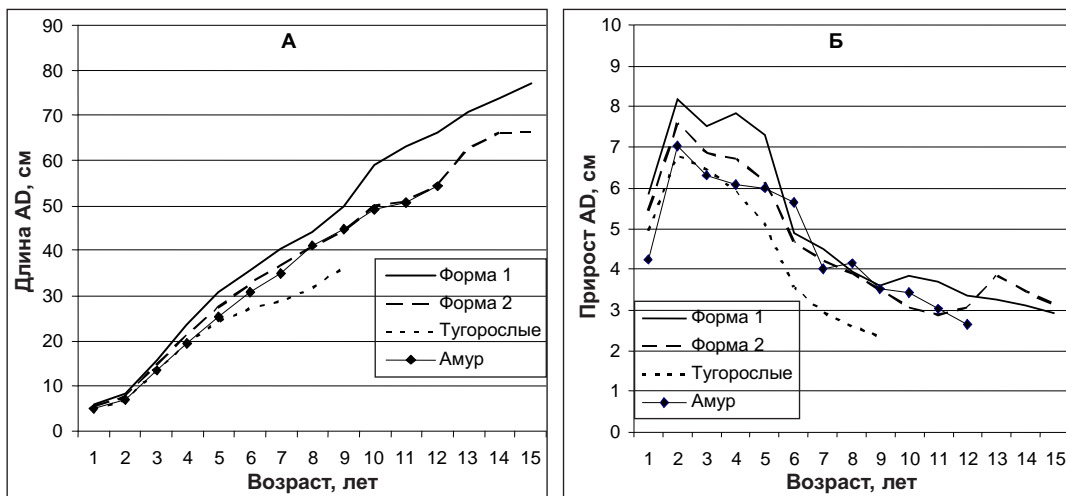


Рис. 6. Средние показатели линейного роста (А) и годовых приростов (Б) разных возрастных групп верхогляда оз. Ханка и р. Амур (наши данные)

Fig. 6. Average indexes of linear growth (A) and annual gain of length of a body (B) for certain age groups of skygazer from Khanka Lake and the Amur (author's data)

Наиболее высокие годовые приросты в первые годы жизни отмечаются у верхогляда формы 1 оз. Ханка. Несколько ниже приросты рыб формы 2. Самыми низкими приростами молоди отличается верхогляд р. Амур и тугорослой формы оз. Ханка. Скорость роста быстрорастущих рыб в старших возрастах уравнивается.

Кластерный анализ методом одиночной связи (“ближайших соседей”) (Боровиков, 2001) показал, что рыбы всех выделяемых форм из оз. Ханка по темпу роста отличаются от амурских и объединяются в отдельную группу (рис. 7), в которой наиболее близкими оказываются представители тугорослой и 2-й форм.

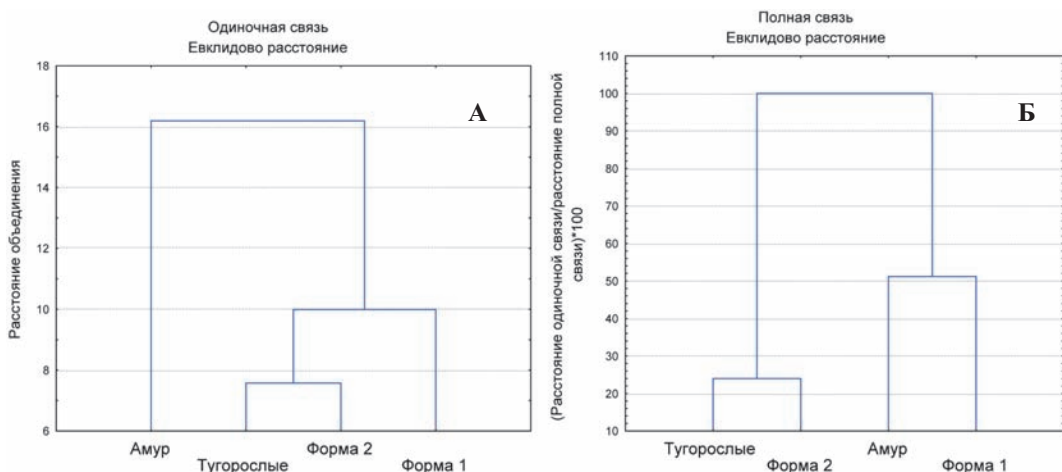


Рис. 7. Классификационная диаграмма данных по темпу роста верхогляда из бассейна Амура по методу “ближайших” (А) и “удаленных” (Б) соседей

Fig. 7. Classification of the data on growth rate of skygazer from the Amur by the methods of the "nearest" (A) and "distant" (B) neighbours

Estimation of growth rate for skygazer in Khanka Lake and the Amur by the proposed technique

Возраст Форма 1	Темп роста, см		Головой прирост, см		N, экз.	Возраст Тугорослые	Темп роста, см		Головой прирост, см		N, экз.	
	Min	Max	Min	Max			Min	Max	Min	Max		
0	4,8	5,9	8,1	8,1	81	0	4,9	7,6	2,8	4,9	7,6	51
1	6,3	8,2	10,7	8,2	81	1	6,8	9,8	4,4	6,8	9,8	51
2	12,1	15,7	20,7	7,5	10,0	2	13,3	17,7	4,2	6,5	9,2	49
3	17,5	23,5	28,5	7,8	10,6	3	12,3	19,3	1,6	5,9	8,1	49
4	22,2	30,8	39,5	7,3	11,3	4	16,7	24,3	3,0	5,1	7,0	37
5	25,9	35,7	45,0	3,1	4,9	5	21,9	27,0	2,6	3,5	4,5	20
6	29,2	40,2	52,0	2,3	4,5	6	24,1	28,8	2,1	2,9	4,1	12
7	31,9	44,2	56,8	1,9	3,9	7	26,2	31,5	2,1	2,6	3,6	5
8	34,3	50,0	61,5	2,3	3,6	8	36,3	36,3	2,3	2,3	2,3	1
9	51,1	58,8	65,3	2,0	3,8	30						
10	55,6	63,0	68,8	3,0	4,5	18						
11	59,7	66,3	72,9	2,5	3,7	15						
12	62,8	71,0	75,9	3,0	3,7	9						
13	66,4	74,1	78,3	2,4	3,1	7						
14	69,6	77,0	80,9	2,3	2,9	3,3						
15	72,5	77,6	82,8	2,3	2,6	2,9						
Форма 2	Min	Max	Min	Max	N, экз.	Амур	Min	Max	Min	Max	N, экз.	
0	3,5	5,4	8,2	5,4	63	0	3,5	6,3	1,3	4,2	6,3	42
1	5,2	7,6	10,8	7,6	63	1	5,4	8,4	5,4	7,0	8,4	42
2	9,7	14,5	19,7	6,8	9,0	2	10,1	16,4	4,7	6,3	8,0	42
3	13,7	21,2	28,3	6,7	9,8	3	14,6	23,8	4,5	6,1	7,5	42
4	17,2	27,5	35,9	6,2	8,1	4	19,7	30,2	4,8	6,0	7,2	42
5	23,9	32,5	41,2	4,7	6,9	5	25,2	36,2	4,4	5,7	7,1	39
6	26,9	36,7	45,7	4,2	6,8	43	26,6	34,9	1,4	4,0	5,9	32
7	30,5	40,7	52,4	3,9	6,8	33	35,3	41,1	2,9	4,1	5,4	22
8	33,4	44,2	54,2	3,5	5,0	23	38,3	44,9	3,0	3,5	4,0	15
9	42,1	50,0	57,8	3,1	4,3	15	44,2	49,0	2,8	3,4	4,1	11
10	44,1	50,9	59,4	2,9	4,3	8	47,4	53,7	2,5	3,0	3,6	9
11	48,8	54,7	62,9	2,3	3,1	4,2	51,9	56,7	2,2	2,7	3,1	7
12	59,4	62,7	65,9	3,0	3,8	4,6						
13	63,4	66,1	68,9	2,9	3,4	3,9						
14	66,5	66,5	66,5	3,1	3,1	2						
15	69,0	69,0	69,0	2,5	2,5	1						

Анализ различий по методу полной связи (“удаленных соседей”) (рис. 7) показывает, что по темпу роста верхогляд бассейна Амура разделяется на две основные группировки — быстрорастущую, объединяющую рыб р. Амур и формы 1 оз. Ханка, и медленно растущую — из рыб 2-й и тугорослой форм оз. Ханка.

Сравнение полученных нами значений темпа роста амурского и ханкайского верхогладов с известными данными по темпу роста амурского верхогляда (Константинов, 1958; Оценка ..., 2004) показывает, что средние значения приростов за первый год во втором случае значительно выше и соответствуют средним значениям прироста за второй год жизни, определенным нами (табл. 4). По-видимому, здесь наблюдается различный подход к определению положения первого годового кольца. Вслед за А.Я. Таранцом (1958) мы считаем, что наиболее правильно в настоящий момент оставить окончательное решение этого вопроса до более углубленных исследований и, может быть, постановки ряда экспериментов.

Исследуя наши данные о росте верхогляда оз. Ханка, а также данные о росте верхогляда р. Амур (Оценка ..., 2004), получили “характеристики роста” С (табл. 5).

Таблица 5

Значения “характеристик роста” верхогляда оз. Ханка (наши данные)
и р. Амур (Оценка ..., 2004)

Table 5

Parameter of growth (C) for skygazer in Khanka Lake (author's data)
and the Amur (Оценка..., 2004)

Период	Форма 1		Форма 2		Тугорослые		Р. Амур	
	$l = 8,5252^{0,863}$		$l = 7,7371^{0,8603}$		$l = 6,8978^{0,8809}$		$l = 7,4326^{0,8722}$	
	Уравнение линейного роста							
	Возраст, годы	С	Возраст, годы	С	Возраст, годы	С	Возраст, годы	С
Созревание	1-4	5,68	1-6	4,79	1-4	4,51	1-6	5,21
Зрелость	5-11	4,69	7-11	4,10	5-7	4,44	7-11	2,49

Значение С вычислялось по формуле:

$$C = \frac{\text{Lg}l_2 - \text{Lg}l_1}{0,3434(t_2 - t_1)} \times l_1,$$

где l — длина рыбы в возрасте t , а интервал $(t_2 - t_1)$ равен 1 году.

Рост верхогляда всех форм наиболее интенсивен в период созревания, после чего происходит “перелом” (Васнецов, 1934), приуроченный к моменту полового созревания. Размеры и возраст созревания верхогляда оз. Ханка и р. Амур показаны в табл. 6.

Таблица 6

Размеры и возраст созревания верхогляда оз. Ханка (наши данные)
и р. Амур (Никольский, 1956; Семенченко, Переводчикова, 2005)

Table 6

Size and age of maturing for skygazer in Khanka Lake (author's data)
and the Amur (Никольский, 1956; Семенченко, Переводчикова, 2005)

Параметр	Пол	Форма 1	Форма 2	Тугорослая	Р. Амур
Минимальный размер созревания (AD), см	Самки	42,0	33,5	18,5	41,0
	Самцы	40,0	22,5	17,3	40,0
Минимальный возраст созревания, лет	Самки	5	4	3	6
	Самцы	4	3	3	6
Возраст массового созревания, лет	Самки	6	8	4	8
	Самцы	5	7	4	8
Размер массового созревания, см	Общее	40-50	45-55	20-25	50-60

По нашим расчетам, амурские рыбы созревают в возрасте 6+ лет, что согласуется с данными других исследователей (Yih, Chu, 1959; Макеева и др., 1965). При этом среднее значение C для периода созревания амурского верхогляда, полученное нами, практически совпадает с литературным (Константинов, 1958). В то же время величина C для периода зрелости по нашим данным значительно ниже, чем у К.Г. Константинова (1958), — 4,41 и 4,09, что также согласуется с данными современных исследователей (Островский, Семенченко, 2008) и, по их мнению, может быть связано как с циклическими изменениями природно-климатических факторов, так и с антропогенным влиянием.

Следует отметить близкие значения размеров и возраста созревания верхогляда 2-й и тугорослой форм. Связь массы и длины тела этих форм описывается почти одинаковой формулой ($W = 5E - 06L^{3,2491}$ и $W = 5E - 06L^{3,2421}$ при R^2 соответственно 0,98 и 0,93). Эта же зависимость у рыб формы 1 выглядит как $W = 6E - 06L^{3,138}$ при $R^2 = 0,96$. Связь длины и массы с возрастом выражена слабее вследствие значительной разнокачественности индивидуального роста.

У тугорослых рыб практически во всех размерно-возрастных группах преобладают самцы (в общем 70,6 %). В младших размерно-возрастных группах рыб формы 2 (3+–7+ лет, AD от 15 до 35 см) так же, как и у тугорослых, преобладают самцы — 53,2 % всех рыб. У рыб формы 1 соотношение полов впервые созревающих рыб (AD более 35 см) близко 1 : 1. В старших возрастных группах 1- и 2-й форм быстрорастущего верхогляда преобладают самки.

Особенности размножения и формирования численности верхогляда оз. Ханка

В оз. Ханка основные нерестилища верхогляда локализованы у восточного и западного побережий (рис. 8).

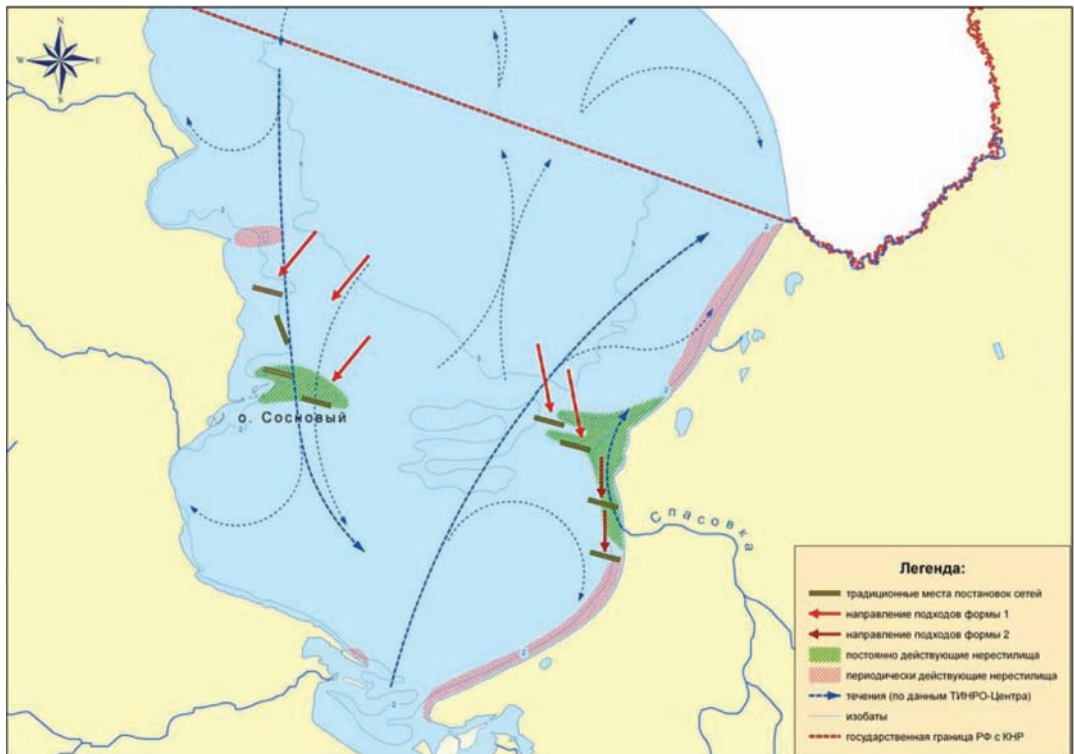


Рис. 8. Места нереста и предположительная схема основных направлений подходов верхогляда к нерестилищам в оз. Ханка

Fig. 8. Spawning grounds and presumable scheme of the main directions of the skygazer approaches to them in Khanka Lake

Восточное нерестилище расположено в районе устья р. Спасовка. Нерест происходит в течение июня-июля (Таразанов, Беседнов, 1995; Шаповалов и др., 2005). Этот период характеризуется гомотермией воды и частой повторяемостью ветровых течений, создаваемых южными ветрами (Васьковский, 1978).

Индивидуальный нерест у самок верхогляда краток и проходит одновременно, а период нереста растягивается за счет неодновременного созревания особей. Нерест происходит ежегодно (Курдяева, 1998).

Изучение размерного состава нерестовых скоплений верхогляда на нерестилищах оз. Ханка показало, что в нересте участвуют тугорослые особи, их доля составляет от 9,8 до 72,5 % (в среднем 32,5 %) от общего числа производителей всех форм (рис. 9). При этом у о. Соснового (западное нерестилище) доля тугорослых рыб в среднем несколько меньше, чем в районе р. Спасовка (восточное нерестилище).

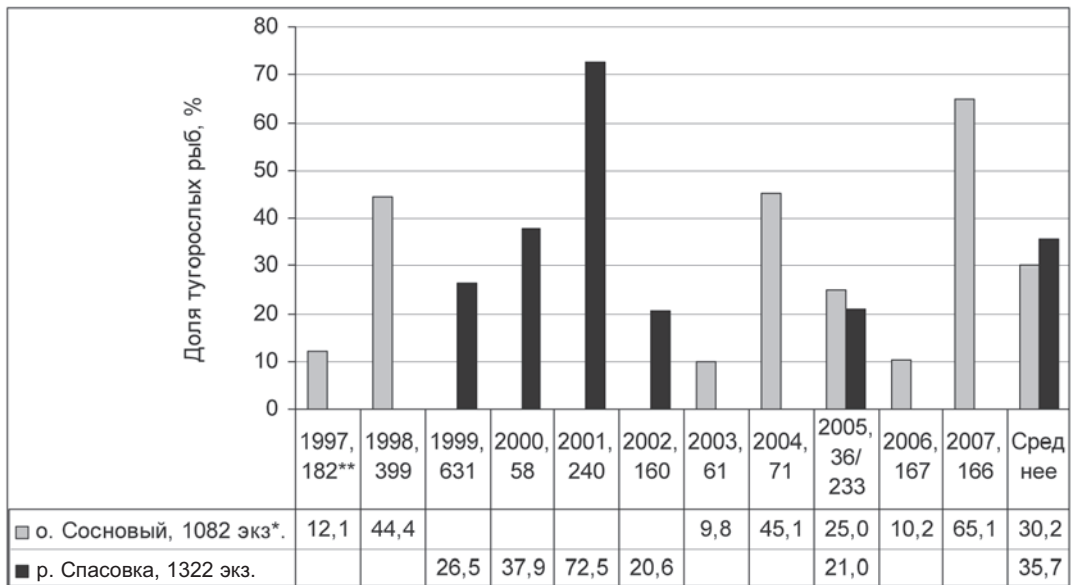


Рис. 9. Доля тугорослых особей верхогляда на нерестилищах оз. Ханка. * — общее число исследованных за период наблюдений рыб; ** — число исследованных на нерестилищах рыб, экз.

Fig. 9. Portion of slowly-growing skygazers on spawning grounds in Khanka Lake. * — total number of the investigated fish; ** — number of the fish investigated on spawning grounds

Средние размеры и возраст тугорослых рыб на обоих нерестилищах в среднем различаются незначительно: 31,7 см и 6,2 года у о. Соснового и 31,3 см и 6,2 года в районе устья р. Спасовка, что свидетельствует о сходстве размерно-возрастной структуры тугорослого верхогляда на всей акватории оз. Ханка.

Сроки нереста верхогляда разных форм на нерестилищах оз. Ханка различны (табл. 7). Верхогляд формы 1 нерестится на обоих основных нерестилищах в третьей декаде июня. Верхогляд тугорослой формы также нерестится на обоих основных нерестилищах, однако период его нереста значительно более растянут и имеет два пика активности. У западного побережья нерест тугорослого верхогляда происходит во второй декаде июня и в первой декаде июля, а у восточного побережья, по-видимому, может начинаться в конце мая и нарастать до второй декады июня. Второй пик нереста наблюдается в первой декаде июля и в основном завершается к концу июля. Верхогляд формы 2 нерестится только у восточного побережья озера. Нерест рыб формы 2 в основном заканчивается во второй декаде июля, а полностью — к концу июля. Сроки его растянуты, как и у тугорослых рыб, однако наиболее массовый подход на нерестилища отмечается в первой декаде июля (рис. 10).

Spawning terms for skygazer in Khanka Lake

Период		Нерестилище		
Месяц	Декада	О. Сосновый (западное)	Р. Спасовка (восточное)	
Июнь	I		Тугорослые	Форма 2
	II	Тугорослые	Тугорослые	Форма 2
	III		Форма 1	Форма 1
Июль	I	Тугорослые		Форма 2
	II		Тугорослые	Форма 2
	III		Тугорослые	

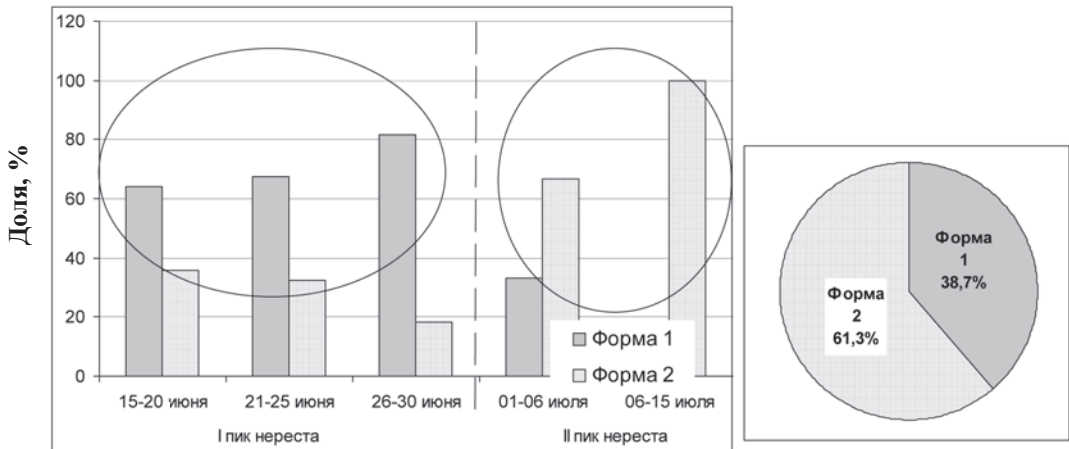


Рис. 10. Соотношение долей верхогляда 1- и 2-й форм на нерестилище в районе устья р. Спасовка в 1999 г. (572 экз.)

Fig. 10. Ratio of the 1st and 2nd forms of skygazer on the spawning grounds at the Spasovka mouth in 1999 (572 specimens)

Известно, что формирование конечной плодовитости уклееподобных, и в частности верхогляда, имеет ряд особенностей (Иванков, 2001). Главной из них является существование дополнительной "догоняющей" группы ооцитов (Курдяева, 1998; Курдяева, Шаповалов, 2002). По нашим данным, у верхогляда формы 1, как и тугорослой формы оз. Ханка, на стадии зрелости IV–V первая (основная) группа ооцитов диаметром более 1 мм составляет в среднем около 80 %, что близко к значению доли первой порции для верхогляда среднего Амура — 77–80 % (Семенченко, Переводчикова, 2005). Таким образом, КП верхогляда в оз. Ханка составляет около 80 % от ПП.

Плодовитость верхогляда более всего коррелирует с размерами рыб и в меньшей степени с возрастом (Худякова, 1976; Крыхтин, 1984; Семенченко, Переводчикова, 2005). Наши данные также свидетельствуют об этом (рис. 11).

Минимальная длина АД половозрелых самок формы 1 в оз. Ханка составила 42,0 см, а в Амуре соответствующая величина верхогляда 41,1 см (Семенченко, Переводчикова, 2005). Значения ПП самок верхогляда тугорослой формы (длиной до 39 см) группируются обособленно (рис. 11). Сильная связь плодовитости с длиной тела явилась причиной того, что для расчетов популяционной плодовитости (Анохина, 1969) мы взяли ПП самок размерных, а не возрастных групп.

Потенциальная плодовитость верхогляда формы 1 и амурских рыб близка, тогда как величина ОП тугорослых рыб и зрелых самок амурского верхогляда выше, чем самок формы 1 (табл. 8).

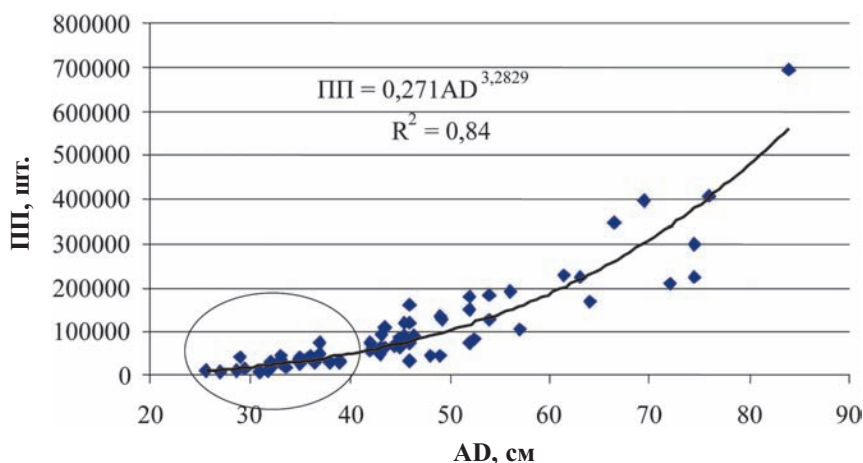


Рис. 11. Зависимость потенциальной плодовитости от минимальной длины верхогляда оз. Ханка, 68 экз. (архивные данные ТИНРО-центра, 1957–1997 гг.; наши данные, 2006–2007 гг.)

Fig. 11. Dependence of the skygazer potential fecundity (68 specimens) on its length AD in Khanka Lake (TINRO archived data for 1957–1997 and author's data for 2006–2007)

Таблица 8

Параметры плодовитости исследованных форм ханкайского и амурского верхогляда (Макеева и др., 1965; Крыхтин, 1984; Курдяева, 1998; Оценка ..., 2004; Семенченко, Переводчикова, 2005; наши данные)

Table 8

Parameters of fecundity for the studied forms of skygazer in Khanka Lake and the Amur (Макеева и др., 1965; Крыхтин, 1984; Курдяева, 1998; Оценка ..., 2004; Семенченко, Переводчикова, 2005; author's data)

Параметр	Форма 1	Тугорослая форма	Верхогляд р. Амур
Потенциальная плодовитость, тыс. шт.	421,7	23,7	470,0
Относительная плодовитость, шт./г	89,4	107,6	78,0–223,0
Популяционная плодовитость, тыс. шт.	160,3	21,2	62,0–75,0
Показатель популяционной плодовитости по ПП/КП (Поляков, 1971), тыс. шт.	198,7/160,3	27,2/21,2	182,1/145,6
Средний популяционный показатель скорости воспроизводства, самок/1 самку в год (Поляков, 1971)	6,0	9,7	8,0
Темп воспроизводства, самок/1 самку в год (Крыхтин, 1984)	5,7	2,9	2,3–2,5

Показатель популяционной плодовитости верхогляда формы 1 выше, чем тугорослых и амурских рыб, что, по-видимому, связано с большей продолжительностью жизни формы 1. Средний популяционный показатель скорости воспроизводства имеет наименьшие значения для самок формы 1, что объясняется большей КП впервые созревающих самок амурского верхогляда. Наиболее полно учитывающий совокупное значение абсолютной плодовитости, темпа созревания, ритма размножения и периода половой активности показатель темпа воспроизводства формы 1 значительно превышает таковой для амурского верхогляда и тугорослой формы (табл. 8).

Рядом исследователей (Малкин, 1995) показано, что скорость увеличения численности популяций зависит в первую очередь от возраста их созревания и числа повторных генераций в течение жизни и характеризуется годовой скоростью роста численности популяций — λ (Риклефс, 1979). Наибольшей скоростью годового прироста численности обладает верхогляд тугорослой формы, а из быстрорастущих — формы 1 (табл. 9).

Таблица 9

Расчетные значения максимального возраста T и возраста созревания t_n , мгновенного коэффициента смертности M и коэффициента естественной смертности в возрасте созревания φ_n верхогляда 1-, 2-й и тугорослой форм оз. Ханка и р. Амур (наши данные)

Table 9

Calculated values of the maximum age T and the age of maturing t_n , instantaneous mortality rate M , and natural mortality at the age of maturing φ_n for the 1st, 2nd, and slowly-growing forms of skygazer in Khanka Lake and the Amur (author's data)

Форма	λ , %	Длина, см		Возраст, годы		$\varphi_n = 4,77T^{-0,98}$		M	$\varphi_n = 1 - e^{-M}$		φ_n среднее	
		L_{max}	l_n	T_{max}	t_n	φ_n	% от общей численности		φ_n	% от общей численности	φ_n	% от общей численности
Форма 1	24	110	41	19,4	6,2	0,26	26	0,26	0,23	23	0,24	24
Форма 2	21	71	40	13,2	7,1	0,38	38	0,21	0,19	19	0,29	29
Тугорослая	28	45	21	8,4	3,5	0,59	59	0,46	0,37	37	0,48	48
Р. Амур (наши данные)	19	110,9*	41	22,2	6,9	0,23	23	0,22	0,20	20	0,21	21

* Данные архива ХФТИНРО (Островский, Семенченко, 2008).

Известно (Крыхтин, 1984), что численность популяций находится в прямой зависимости от темпа воспроизводства и выживаемости на ранних этапах развития. Виды рыб, обладающие высоким темпом воспроизводства и выживаемостью на ранних этапах развития, несмотря на сравнительно высокую естественную убыль в средних возрастных группах, способны иметь большую численность и биомассу, чем виды с низкими такими показателями, даже при сравнительно небольшой естественной смертности в средних возрастных категориях.

Для определения параметров убыли были построены кривые смертности для 1-, 2-й и тугорослой форм с учетом того, что максимальный наблюдаемый возраст рыб составлял соответственно 20, 15 и 10 лет. Коэффициенты естественной смертности (M) определялись В.И. Таразановым (неопубл. данные) по логарифмической номограмме по методике П.В. Тюрина (1972) (рис. 12).

Л.А. Зыков и В.А. Слепокуров (1982) для удобства вычислений описали зависимость между коэффициентом естественной смертности в возрасте созревания φ_n и величиной максимального возраста T , заданную в табличной форме (Тюрин, 1972) уравнением $\varphi_n = 4,77T^{-0,98}$ при $T > 6$. Исходя из того, что период жизни T верхогляда ограничивается моментом достижения особями максимальной длины L , возраст полового созревания можно рассчитать по уравнению $t_n = (l_n/p)^{1/q}$, где p и q — коэффициенты из уравнения линейного роста вида $l = pt^q$; l_n — длина в возрасте полового созревания. Определенные таким образом значения T , t_n и φ_n верхогляда оз. Ханка и р. Амур представлены в табл. 9.

В работе В.А. Рихтера и В.Н. Ефанова (1977) показано, что зависимость между возрастом полового созревания и величиной мгновенных коэффициентов естественной смертности в этих возрастах $M = -\ln(1 - \varphi)$ справедлива для уравнения $M = 1,521/t_n^{0,72} - 0,155$. Отсюда $\varphi_n = 1 - e^{-M}$. Значения расчисленных таким образом коэффициентов M и φ_n верхогляда оз. Ханка и р. Амур также представлены в табл. 9.

Используя среднегодовалый (за 70 лет) общий вылов верхогляда в оз. Ханка (32,4 т), мы попытались определить численность этого вида в водоеме с учетом наличия трех форм (табл. 10).

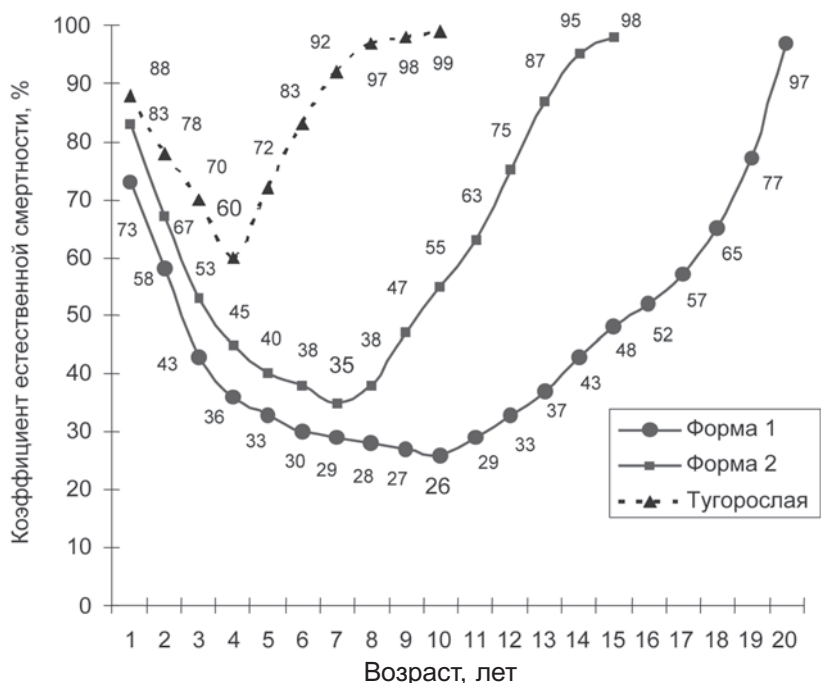


Рис. 12. Кривые смертности верхогляда оз. Ханка
 Fig. 12. Mortality rate for skygazer from Khanka Lake

Таблица 10

Расчет запаса 1-, 2-й и тугорослой форм верхогляда, а также верхогляда оз. Ханка без разделения на формы

Table 10

Stock estimations for the 1st, 2nd, and slowly-growing forms of skygazer and the total stock of skygazer in Khanka Lake

Показатель	Верхогляд оз. Ханка	Форма 1	Форма 2	Тугорослая	Общее для форм
Доля форм по биомассе, %	100,0	63,0	32,4	4,6	100,0
Среднегодовалый вылов, т	32,4	21,4	11,0	—	32,4
Численность рыб в улове, тыс. шт.	17,6	12,6	8,5	—	21,1
Коэффициент промысловой смертности, ϕF , %	25,1	26,9	17,3	—	22,1
Численность рыб промзапаса, тыс. шт.	70,1	46,8	49,1	31,4	127,3
Биомасса промзапаса, т	195,1	151,1	79,3	10,7	241,1
Численность общего запаса, тыс. шт.	160,8	150,1	199,3	84,5	433,9
Биомасса общего запаса, т	216,7	158,3	93,5	13,7	265,5
Численность пополнения, %	56,4	68,8	75,3	62,8	69,0
Биомасса пополнения, %	10,0	4,5	15,2	22,1	13,9
Коэффициент естественной смертности M , %	30,0	26,0	35,0	60,0	40,3
Коэффициент общей смертности Z , %	55,1	52,9	52,3	60,0	55,1
ОДУ (0,3 промзапаса), т	50,9	32,0	0,3	—	32,3
Доля ОДУ от общего запаса, %	23,5	20,2	0,3	—	20,5
Средняя масса 1 экз. рыбы промзапаса, кг	2,8	3,2	1,6	0,3	1,7
Средняя масса 1 экз. рыбы общего запаса, кг	1,3	1,1	0,5	0,2	0,6

Соотношение 1-, 2-й и тугорослой форм верхогляда на нерестилищах оз. Ханка составило соответственно 47,5, 24,5 и 28,0 % по численности и

63,0, 32,4 и 4,6 % по биомассе с учетом средней массы каждой из форм в промысловых уловах, составляющей 1,9, 1,6 и 0,3 кг.

На основании анализа соотношения возрастных групп в уловах при меняющемся возрастном составе был определен коэффициент промысловой смертности ϕF .

Численность рыб категории промыслового запаса выделяемых форм рассчитывалась от численности рыб в уловах, при этом значение величины улова принималось равным величине промысловой смертности F . Биомасса промыслового запаса рассчитывалась с учетом средней массы рыб каждого возрастного класса, начиная с возраста наступления массовой половой зрелости.

Численность молоди рассчитывалась на основании данных об относительной величине убыли от естественной смертности в каждом поколении, начиная с возраста массового созревания (рис. 12). Полученные значения численности молоди прибавлялись к рассчитанной ранее численности промзапаса. Далее рассчитывалась биомасса молоди с учетом средней массы рыб каждого возрастного класса. Биомасса общего запаса определялась как сумма биомассы молоди и промзапаса.

Анализ показал, что численность общего запаса трех форм почти в 3 раза выше, чем рассчитываемая ранее для единой совокупности верхогляда оз. Ханка, в то время как совокупная биомасса общего запаса трех форм превышает таковую верхогляда без разделения на формы не более чем на 20 % (табл. 10). Такое положение вызывается наличием тугорослой формы, а также значительной доли численности пополнения 1- и 2-й форм, составляющей в среднем более 70 %, в то время как биомасса этого пополнения, особенно у наиболее многочисленных рыб формы 1, низка и составляет соответственно 4,5 и 15,2 %, в среднем 10,0 % (табл. 10).

Совокупная численность рыб промзапаса трех форм верхогляда в 1,8 раза выше, чем без разделения на формы. При этом суммарная биомасса промзапаса трех форм выше всего на 20 %.

Анализ данных табл. 10 показывает, что основу биомассы промзапаса верхогляда оз. Ханка составляют рыбы формы 1, обладающие низким темпом убыли, большей продолжительностью жизни и, как следствие, более крупными, в среднем, размерами и массой.

Однако в связи с тем что разрешенный правилами рыболовства промысловый размер верхогляда (АС) — 60 см, в состав промысловой части мы можем отнести меньше возрастных групп, чем в рассчитанном выше промзапасе. Абсолютная величина ОДУ рассчитывалась как 0,3 от величины промзапаса. В результате относительная величина ОДУ для формы 1 составила 21,2 %, а для формы 2 — 0,4 % промзапаса. Тугорослый верхогляд промысловых размеров не достигает.

Таким образом, расчеты показывают, что относительное значение ОДУ для трех форм верхогляда ниже, чем для единой совокупности верхогляда оз. Ханка, и в обоих случаях не превышает значений промысловой смертности (табл. 10).

Проведенное исследование показало, что в оз. Ханка существуют две устойчивые группировки быстрорастущего верхогляда и тугорослая форма. Анализ морфологических и экологических параметров определил наличие определенного направления фенотипических изменений от амурского верхогляда к форме 2 ханкайского верхогляда и далее — к наиболее адаптированной к условиям обитания в озере форме 1. Фенотипические адаптации выражаются в установлении более симметричного положения головы относительно продольной оси тела (см. рис. 1), увеличении длины челюстей, уменьшении высоты тела и длины хвостового отдела, смещении назад оснований плавников и положения наибольшей высоты тела. При этом особи 2-й и тугорослой форм по значениям этих признаков занимают промежуточное положение между верхоглядом формы 1 и амурскими рыбами (рис. 13).

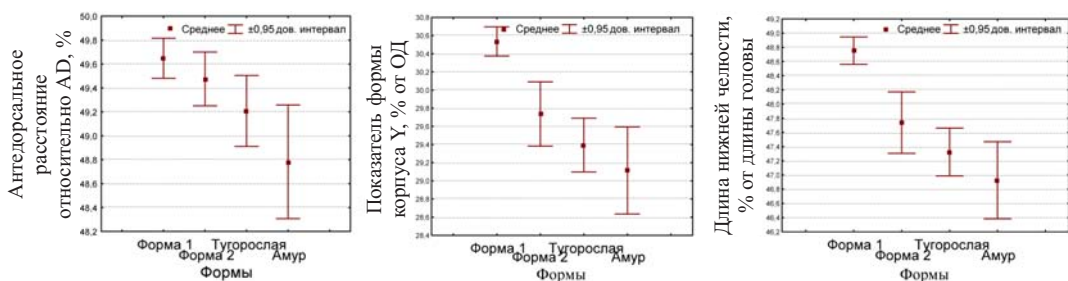


Рис. 13. Относительное положение начала основания спинного плавника, значения формы корпуса Y и длина нижней челюсти верхогляда оз. Ханка и р. Амур

Fig. 13. Relative position of dorsal fin D, index of body shape Y, and length of lower jaw for the skygazers from Khanka Lake and the Amur

Помимо этого, к фенотипическим адаптациям к очень низкой прозрачности воды в оз. Ханка можно отнести менее выраженную окраску тела верхогляда формы 1 (Никольский, 1956; Кучеренко, 1988; Шаповалов и др., 2005).

Анализ экологии нереста показывает, что производители формы 2 предпочитают нереститься у восточного побережья (район устья р. Спасовка) в условиях, близких к речным, в то время как нерест формы 1 происходит вдали от устьев впадающих в озеро рек у западного и восточного побережья на косах, являющихся остатками древних дельт рек Комиссаровка и Спасовка, где влияние речного стока незначительно.

Таким образом, исследование морфологии, биологии размножения и экологии нереста показало, что верхогляд формы 1 наиболее адаптирован к обитанию в оз. Ханка, тогда как рыбы формы 2 близки к верхогляду р. Амур. В связи с этим мы предлагаем применить для верхогляда формы 1 биологически и экологически обоснованное название “**озерная**” форма, а для рыб формы 2 — “**речная**” форма. В составе речной формы наблюдается существование двух стратегий онтогенетического развития в виде двух группировок — короткоцикловой и быстросозревающей (скороспелой) **тугорослой** и длинноцикловой, медленносозревающей собственно **речной** формы.

Образование устойчивых форм верхогляда в озере может быть связано с особенностями формирования его ихтиофауны, которое, по-видимому, происходило в два этапа — до и после образования современного бассейна Амура и связанного с ним оз. Ханка (Линдберг, 1972; Короткий и др., 1982; История ..., 1990; Богущкая, Насека, 1997; Черешнев, 1998) (рис. 14).

В данном случае озерную форму верхогляда можно рассматривать как эндемичную, аллопатрически образовавшуюся от исходной формы вследствие длительной эволюции в оз. Ханка до соединения его с р. Амур. Речная форма проникла в озеро из р. Амур на втором этапе, в связи с чем она менее адаптирована к обитанию в озере. Как одну из адаптаций речной формы можно рассматривать образование в озере ее тугорослой формы.

В то же время не исключен и симпатрический вариант образования форм в озере, так как для этого существуют предпосылки в виде отличий условий обитания в оз. Ханка от остального бассейна р. Амур. Этот путь формообразования вполне реален (Kondrashov, Mina, 1986; Черешнев, 1998), и такая гипотеза позволяет объяснить возникновение форм, не привлекая подчас спорные палеогеографические данные (Мина, 1986).

Мы предлагаем рассматривать выделяемые формы верхогляда как функциональный комплекс взаимосвязанных популяций (рис. 15). При этом по способности к самовоспроизведению (Беклемишев, 1960) популяцию озерной формы можно характеризовать как независимую, а популяцию речной формы — как полузависимую, получающую приток особей извне — из р. Амур.

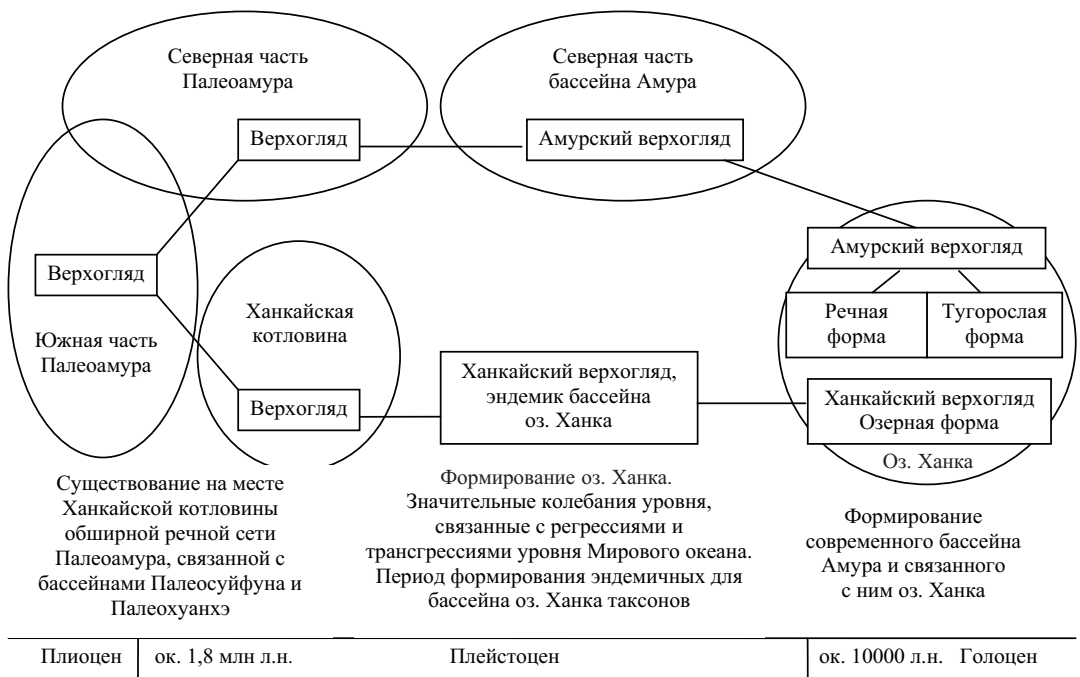
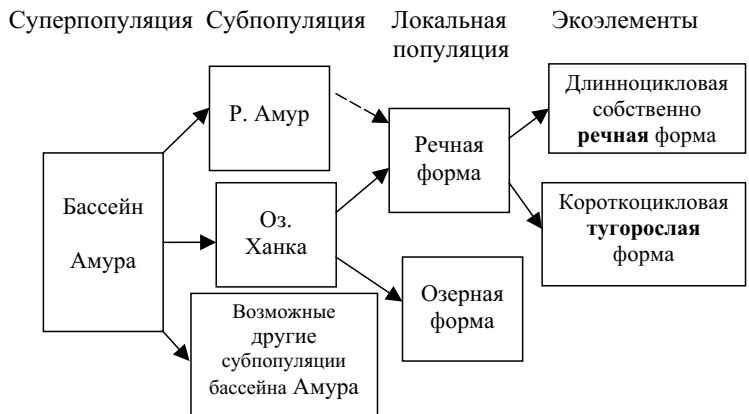


Рис. 14. Схема формирования структуры популяции верхогляда оз. Ханка
 Fig. 14. Scheme of population structure formation for skygazer in Khanka Lake

Рис. 15. Внутривидовая структура верхогляда бассейна р. Амур (классификация структурных элементов схемы принята по В.Н. Беклемишеву (1960) и К.М. Завадскому (1968))

Fig. 15. Intraspecific structure of skygazer in the Amur (structural elements of the scheme are classified according to Beklemishev (Беклемешев, 1960) and Zavadsky (Завадский, 1968))



С точки зрения концепции надвида (Степаньян, 1970), данным популяциям можно придать статус *ex-conspecies* ("былой единый вид"), так как они обладают морфологическими и другими отличиями, некоторой степенью репродуктивной изоляции, сохраняя ряд черт политипического вида, в генеалогическом плане находясь между видом и подвидом, но ближе к первому. В таксономическом и номенклатурном плане таким группировкам придается видовой статус. Однако в настоящем исследовании мы считаем несколько преждевременным придание видového статуса какой-либо из выделяемых группировок, так как этот во многом методический вопрос (Павлинов, 2003) требует дальнейшего исследования.

Пространственная структурированность субпопуляций существенно увеличивает живучесть популяционной системы (Домбровский, 1985), однако в условиях интенсивного антропогенного пресса наиболее изолированные части этой системы оказываются и наиболее уязвимыми.

Полученные результаты позволяют прийти к пониманию основ формирования численности и регулирования промысла верхогляда в оз. Ханка.

Основу запаса верхогляда в оз. Ханка составляет верхогляд озерной формы, которую, по сути, можно считать эндемичной для озера. Популяция верхогляда речной формы составляет меньшую по биомассе часть запаса в озере, однако численность нерестовой популяции этой формы подпитывается мигрантами из рек Уссури и Амур.

Интенсивный промысел верхогляда в оз. Ханка привел к значительному снижению его численности, причем анализ популяционной организации этого вида в озере показывает, что наибольший ущерб нанесен популяции именно озерной формы, так как она является эндемичной для этого водоема и не пополняется извне. Верхогляд речной формы имеет возможность поддерживать свою численность за счет мигрантов из Амура, однако транзитный водоем, по которому осуществляется приток амурского верхогляда — р. Сунгача, — чрезвычайно интенсивно эксплуатируется китайскими рыбозаготовителями (Исследования ..., 2004), что в значительной мере негативно влияет на интенсивность миграции и пополнения численности речной формы в озере.

В интересах рыбного хозяйства промысловое стадо рыб должно поддерживаться в таком состоянии, в котором оно полнее использует ресурсы среды обитания и сохраняет оптимальный с экономической точки зрения состав. В связи с этим необходимо учитывать различное отношение к верхогляду озерной и речной форм у основных его заготовителей — рыбаков КНР. Потребителями рыбы в Китае особенно ценится верхогляд из оз. Ханка, причем наиболее ценным по своим потребительским качествам считается верхогляд именно озерной формы. В связи с этим при разработке мер по восстановлению численности верхогляда в оз. Ханка необходимо рассматривать возможные пути проведения охранных мероприятий на нерестовых скоплениях, прежде всего у западного побережья озера, где проходит нерест озерной формы. Восстановление численности этой уникальной группировки имеет большое значение как в целях сохранения биоразнообразия, так и для увеличения промыслового запаса этой формы, особенно перспективной в промысловом отношении.

Помимо охранных мероприятий, необходимо рассматривать и возможность искусственного восстановления численности верхогляда озерной формы в условиях рыбоводных хозяйств. На китайском побережье оз. Ханка существует рыбоводное хозяйство по получению и подращиванию молоди верхогляда, которой снабжается несколько сотен хозяйств, занимающихся товарным выращиванием этой рыбы, отличающейся очень высокой ценой на китайском рынке. Нет сомнений в целесообразности проведения рыбоводных мероприятий и в нашей стране как для повышения качества ихтиоцена оз. Ханка, так и в перспективе как основы для развития этого направления товарного рыбоводства.

Речная форма верхогляда оз. Ханка подпитывается мигрантами из р. Амур, как основной, материнской части этой популяционной системы, поэтому, в принципе, может выдерживать значительно большие промысловые нагрузки. В связи с этим необходимо обратить внимание на регулирование промысла на пограничных реках, и прежде всего в р. Сунгача, где китайский промысел в большой степени снижает поступление мигрантов из рек Уссури и Амур, а также принимать меры по снижению пресса браконьерского промысла российскими и китайскими рыбаками на акватории оз. Ханка, о чем говорилось и ранее (Барабанщиков, Шаповалов, 2006).

Таким образом, негативные последствия нерациональной хозяйственной деятельности на оз. Ханка, в частности в отношении запасов верхогляда, могут быть частично или полностью компенсированы за счет создания условий, благоприятствующих восстановлению численности рыб, и в первую очередь — популяции верхогляда озерной формы.

Выводы

В оз. Ханка существует две формы верхогляда — “озерная” и “речная”. В составе речной формы выделяется короткоцикловая тугорослая форма.

Исследование морфологии показало, что верхогляд озерной формы более отличается от верхогляда р. Амур, чем речной, которая по совокупности морфологических признаков занимает промежуточное положение.

Темп роста верхогляда озерной формы выше, чем речной. Величина прироста верхогляда оз. Ханка в первые годы жизни выше, чем верхогляда р. Амур.

Сроки и условия нереста форм верхогляда оз. Ханка различны. Верхогляд озерной формы нерестится на косах, где постоянное течение отсутствует. Нерест верхогляда речной формы происходит в районе устья р. Спасовка, в условиях, близких к речным. Пик нереста верхогляда озерной формы отмечается в более ранние сроки, чем речной. Нерест тугорослой формы проходит на обоих нерестилищах в те же сроки, что и у речной формы.

Анализ параметров плодовитости показал, что верхогляд озерной формы имеет предпосылки к достижению большей численности, чем речной.

Рассмотрение возможных путей образования форм ханкайского верхогляда показало, что, по-видимому, озерная форма образовалась аллопатрически в оз. Ханка до образования связи его с бассейном Амура. Однако не исключен и симпатрический вариант образования форм, связанный с гидрологическими отличиями условий обитания в оз. Ханка.

Верхогляд бассейна Амура представляет собой суперпопуляцию, в пределах которой существует ряд субпопуляций, образованных формами, населяющими оз. Ханка, русловую часть Амура и, возможно, другие озерные водоемы бассейна.

При организации мероприятий по охране и восстановлению запасов верхогляда основное внимание необходимо уделять озерной форме, которая составляет основу промыслового запаса популяции этого вида, является одним из наиболее ценных промысловых объектов в оз. Ханка и не пополняется извне.

Численность верхогляда речной формы поддерживается за счет миграции из рек бассейна Амура, в связи с чем мероприятия по её поддержанию целесообразно осуществлять за счет регулирования промысла на р. Сунгача и р. Уссури.

Список литературы

Андрукович П.Ф. Заметки о факторном анализе // Многомерный статистический анализ и вероятностное моделирование реальных процессов. — М. : Наука, 1990. — С. 51–66.

Анохина Л.Е. Закономерности изменения плодовитости рыб : монография. — М. : Наука, 1969. — 293 с.

Барабанщиков Е.И., Назаров В.А., Свирский В.Г. Фауна круглоротых и рыб озера Ханка // Изв. ТИНРО. — 2006. — Т. 146. — С. 97–110.

Барабанщиков Е.И., Шаповалов М.Е. Некоторые результаты введения запрета на промышленный лов рыбы в озере Ханка (2002–2006 гг.) // Рыб. хоз-во. — 2006. — № 5. — С. 50–52.

Беклемишев В.Н. Пространственная и функциональная структура популяций // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1960. — Т. 65(2). — С. 41–50.

Богуцкая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватоводных вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2004. — 389 с.

Богуцкая Н.Г., Насека А.М. Круглоротые и рыбы озера Ханка : Научные тетради. — СПб. : ГосНИОРХ; ЗИН РАН, 1997. — Вып. 3. — 90 с.

Боровиков В. STATISTICA: искусство анализа данных на компьютере. Для профессионалов : монография. — СПб. : Питер, 2001. — 656 с.

Васнецов В.В. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых // Зоол. журн. — 1934. — Т. 13, вып. 3. — С. 540–583.

- Васьковский М.Г.** Гидрологический режим оз. Ханка : монография. — Л. : Гидрометеоиздат, 1978. — 176 с.
- Домбровский Ю.А.** Пространственная структурированность и жизнеспособность популяций // Журн. общ. биол. — 1985. — Т. 46, № 2. — С. 278–283.
- Завадский К.М.** Вид и видообразование : монография. — Л. : Наука. Ленингр. отделение, 1968. — 404 с.
- Зыков Л.А., Слепокуров В.А.** Уравнение для оценки естественной смертности рыб (на примере пеляди оз. Ендырь) // Рыб. хоз-во. — 1982. — № 3. — С. 36–37.
- Иванков В.Н.** Репродуктивная биология рыб : монография. — Владивосток : ДВГУ, 2001. — 224 с.
- Исследования водных биоресурсов бассейна озера Ханка и рек бассейна р. Амур** : отчет о НИР / ТИПРО-центр. № 25228. — Владивосток, 2004. — 259 с.
- История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки** : монография / гл. ред. акад. А.Ф. Трешников. — Л. : Наука. Ленингр. отделение, 1990. — С. 224–254.
- Калмыкова В.В.** Климатически возможные районы возделывания кукурузы на Дальнем Востоке // Тр. ДВНИГМИ. — 1959. — Вып. 7. — С. 74–92.
- Константинов К.Г.** Возраст и темп роста амурского верхогляда *Erythroculter erythropterus* (Basilewsky) // Тр. Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. — М. : МГУ, 1958. — Т. 4. — С. 103–114.
- Короткий А.М., Караулова Л.П., Белянина Н.И., Павлюткин Б.И.** Четвертичные озерные трансгрессии в Уссури-Ханкайской впадине // Позднекайнозойская история озер СССР. — Новосибирск, 1982. — С. 109–117.
- Крыхтин М.Л.** Сравнительная оценка темпа воспроизводства, естественной убыли и численности стад пресноводных рыб Амура // Вопр. ихтиол. — 1984. — Т. 24, вып. 2. — С. 204–211.
- Курдяева В.П.** Закономерности размножения верхогляда *Erythroculter erythropterus* (Basilewsky) и укляя *Culter alburnus* Basilewsky в озере Ханка // Изв. ТИПРО. — 1998. — Т. 123. — С. 319–342.
- Курдяева В.П., Шаповалов М.Е.** О резорбции ооцитов и нарушениях в развитии воспроизводительной системы у представителей подсемейства Cultrinae (сем. Surinidae) // Изв. ТИПРО. — 2002. — Т. 131. — С. 390–408.
- Кучеренко С.П.** Рыбы у себя дома : монография. — Хабаровск : Хабар. кн. изд-во, 1988. — 350 с.
- Лапин Ю.Е.** О сезонном росте рыб и некоторых особенностях роста чешуи // Теоретические основы рыбоводства. — М. : Наука, 1965. — С. 215–219.
- Линдберг Г.У.** Четвертичный период в свете биогеографических данных : монография. — М.; Л. : АН СССР, 1972. — 548 с.
- Макеева А.П., Попова Г.В., Потапова Т.Л.** Созревание и размножение некоторых пресноводных пелагофильных рыб Амура // Вопр. ихтиол. — 1965. — Т. 5, вып. 1(34). — С. 97–110.
- Малкин Е.М.** Принцип регулирования промысла на основе концепции репродуктивной изменчивости популяций // Вопр. ихтиол. — 1995. — Т. 35, № 4. — С. 537–540.
- Мина М.В.** Микроэволюция рыб : монография. — М. : Наука, 1986. — 207 с.
- Никольский Г.В.** Рыбы бассейна Амура : монография. — М. : АН СССР, 1956. — 551 с.
- Новомодный Г.В., Золотухин С.Ф., Шаров П.О.** Рыбы Амура: богатство и кризис : монография. — Владивосток : Апельсин, 2004. — 64 с.
- Островский В.И., Семенченко Н.Н.** Рост верхогляда (*Chanodichthys erythropterus* (Basilewsky, 1855) реки Амур // Пресноводные экосистемы бассейна реки Амур. — Владивосток : Дальнаука, 2008. — С. 280–286.
- Отчет о научно-рыбохозяйственных исследованиях оз. Ханка / ТИРХ.** № 420. — Владивосток, 1932. — 352 с.
- Павлинов И.Я.** Разнообразие классификационных подходов — это нормально // Журн. общ. биол. — 2003. — Т. 64, № 4. — С. 275–291.
- Поляков Г.Д.** Количественная оценка и приспособительное значение изменчивости плодовитости и скорости воспроизводства популяций рыб // Закономерности роста и созревания рыб. — М. : Наука, 1971. — С. 5–20.

- Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб. — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.
- Пробатов А.Н.** О частичковых рыбах Амура // Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Пермском гос. ун-те. — Пермь, 1935. — Т. 10, вып. 1–2. — С. 53–64.
- Риклефс Р.** Основы общей экологии : монография. — М. : Мир, 1979. — 424 с.
- Рихтер В.А., Ефанов В.Н.** Об одном из подходов к оценке естественной смертности рыбных популяций // Тр. АтлантНИРО : Оценка запасов и регулирование рыболовства в Атлантическом океане. — 1977. — Вып. 73. — С. 77–85.
- Семенченко Н.Н., Переводчикова Т.О.** Абсолютная плодовитость и характер созревания яичников верхогляда *Chanodichthys erythropterus Basilewsky, 1855* (Pisces, Cyprinidae, Cultrinae) реки Амур // Чтения памяти В.Я. Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2005. — Вып. 3. — С. 557–565.
- Степаньян Л.С.** Концепция надвида (superspecies) и пределы ее приложения // Зоол. журн. — 1970. — Т. 49, вып. 5. — С. 653–659.
- Таразанов В.И., Беседнов Л.Н.** Ихтиопланктон озера Ханка // Проблемы сохранения водно-болотных угодий международного значения: озеро Ханка : тр. Междунар. науч.-практ. конф. — Спасск-Дальний, 1995. — С. 68–71.
- Таранец А.Я.** О методике определения возраста рыб Амура // Тр. Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. — М. : МГУ, 1958. — Т. 4. — С. 43–46.
- Тюрин П.В.** Нормальные кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как теоретическая основа регулирования рыболовства // Изв. ГосНИОРХ. — 1972. — Т. 71. — С. 71–128.
- Худякова В.В.** Воспроизводительная способность верхогляда как один из факторов, определяющих численность его стада // Охрана природы и рациональное использование природных ресурсов : мат-лы 3-й конф. мол. ученых и специалистов. — Хабаровск, 1976. — С. 148–149.
- Черешнев И.А.** Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России : монография. — Владивосток : Дальнаука, 1998. — 130 с.
- Чугунова Н.И.** Руководство по изучению возраста и роста рыб. — М. : АН СССР, 1959. — 163 с.
- Шаповалов М.Е.** Промысел и состояние популяции верхогляда (*Chanodichthys erythropterus*, Cyprinidae, Pisces) озера Ханка // Современное состояние водных биоресурсов : мат-лы науч. конф., посвященной 70-летию С.М. Коновалова. — Владивосток : ТИНРО-центр, 2008. — С. 311–315.
- Шаповалов М.Е., Борисовец Е.Э., Борилко О.В.** Структура популяции верхогляда *Chanodichthys erythropterus (Basilewsky, 1855)* в озере Ханка // Биоразнообразие рыб пресных вод реки Амур и сопредельных территорий : мат-лы Первой междунар. конф. — Хабаровск : Магеллан, 2005. — С. 154–161.
- Шаповалов М.Е., Шелехов В.П.** Об определении возраста верхогляда *Chanodichthys erythropterus (Basilewsky, 1855)* оз. Ханка // Проблемы сохранения водно-болотных угодий международного значения: озеро Ханка : тр. Второй междунар. науч.-практ. конф. — Владивосток, 2006. — С. 95–102.
- Banarescu P.** The zoogeographical position of the East Asian fresh-water fish fauna // Rev. Roum. Biol. Zool. — 1972. — Vol. 17, № 5. — P. 315–323.
- Basilewsky S.** Ichthyographia Chinae Borealis // Nouv. Mem. Soc. Imper. Naturalist. — М., 1855. — Vol. 10. — P. 217–263.
- Chen Y.** Fauna Sinica. Osteichthys. Cypriniformes II // Science Press. — Beijing, China, 1998. — P. 181–189. (Кит. яз., ключи и резюме англ.)
- Chu Yuanting T.** Comparative studies on the scales and on the pharyngeals and their teeth in Chinese cyprinids with particular reference to taxonomy and evolution : Biological bulletin of St. John's University — Shanghai, China, 1935. — № 2. — 225 p.
- Kondrashov A.S., Mina M.V.** Sympatric speciation: when is it possible? // Biol. J. Linnean Soc. — 1986. — Vol. 27. — P. 201–223.
- Svirsky V.G., Barabanshchikov E.I.** Biological invasions as element of antropogenic pressure upon the aquatic biotic communities in Lake Khanka // Russian Journal of Biological Invasions. — 2010. — Vol. 1, № 1. — P. 21–25.
- Wei W., Liqiao C., Zhimin G. et al.** Analaisis of morphological variations among seven populations of *Erythroculter ilishaeformis* (Bleeker) // Aquatic Biodiversity and

Sustainable Development of Estuaries : Proc. of Intern. Sympos. on Aquatic Biodiversity Conservation and Environmental Restoration of Estuarine and Coastal Areas. — Shanghai Sci. & Tech. Publ., 2008. — P. 142–149.

Wu X.W. Каталог видов карповых КНР. — Шанхай : Шанхайское изд-во науч. л-ры, 1964. (Кит. яз.)

Yih P.L., Chu C.R. К изучению родов *Culter* и *Erythroculter* в Китае // Acta Hydrobiologica Sinica. — 1959. — № 2. — P. 170–190. (На кит. яз., резюме на рус. яз.)

Zhang J.M. Перечень рыб провинции Хэйлунцзян. — Харбин : Хэйлунцзян. изд-во науч. л-ры, 1995. — (Кит. яз.)

Zhang X.-G., Zhang H., Xiong B.-X. Subspecies validity for genus *Culter* (*Teleostei: Cyprinidae*) based on morphometrics analysis // Environmental Biology of Fishes. Springer Netherlands, 1573-5133 (Online) DOI 10.1007/s10641-008-9388-9, 08.10.2008.

Поступила в редакцию 18.03.10 г.