

УДК 597.442.591.134

ВОЗРАСТ И РОСТ КАЛУГИ *ACIPENSER DAURICUS* ИЗ УСТЬЯ АМУРА И ЕГО ЛИМАНА

© 2014 г. В. Н. Кошелев, П. Б. Михеев, А. П. Шмигирилов

Хабаровский филиал Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра – ХфТИНРО-центр, Хабаровск

E-mail: scn74@mail.ru

Поступила в редакцию 07.11.2012 г.

Проанализированы возрастной состав и темп роста калуги *Acipenser dauricus* из устья Амура и Амурского лимана. Выявлены различия в распределении молодых и половозрелых особей калуги в устье реки и в лимане. Среди половозрелых особей в возрасте 18–26 лет преобладают самцы, а в возрасте 27–43 лет – самки. Одновозрастные самки и самцы не различаются по длине и массе тела. Выявлено снижение темпа линейного и весового роста половозрелых особей на современном этапе (2005–2008 гг.) по сравнению с 1965–1982 гг. Молодые особи калуги из приустьевой части Амура и его лимана уступают по темпу роста рыбам того же возраста, отловленным в русле реки – на 500 км южнее.

Ключевые слова: калуга *Acipenser dauricus*, устье Амура, лиман, возраст, рост.

DOI: 10.7868/S0042875214020052

Калуга *Acipenser dauricus* (Acipenseridae) обитает в бассейне Амура, Амурском лимане и в прибрежье Охотского и Японского морей. Состояние её популяции оценивается как критическое, с 1958 г. действует запрет на промысел. Анализ опубликованных данных по возрастному составу и росту калуги (Солдатов, 1915; Пробатов, 1935; Свирский, 1967; Крыхтин, 1975) выявил существенные различия в методических подходах авторов к определению возраста этого вида. Кроме того, определение возраста велось по разным регистрирующим структурам (sleitrug и маргинальные лучи грудного плавника). Эти обстоятельства в совокупности с разными местами сбора материала на обширном ареале калуги делают данные разных авторов о её возрасте и росте несопоставимыми. Кроме того, в литературе отсутствуют данные о современном возрастном составе и росте калуги. В настоящее время сбор репрезентативного материала по возрасту и росту калуги возможен только в устье Амура и в Амурском лимане.

В связи с этим цель работы – изучение возрастного состава и закономерностей роста калуги на данном участке её ареала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования собран в устье Амура (735 экз.) и в Амурском лимане (624 экз.). Лов проводили в мае–октябре 2005–2008 гг. Всех пойманных особей калуги подвергали биологическому анализу по общепринятой методике (Правдин, 1966). У рыб измеряли длину тела по Смиту

(АС – от вершины рыла до окончания средних лучей хвостового плавника) и определяли массу тела (*W*). Пол определяли у особей АС > 100 см (926 экз.), а молодь, как правило, отпускали после прижизненного определения длины и массы и взятия регистрирующей структуры для оценки возраста. Возраст рыб определяли по спилам маргинальных лучей грудного плавника по методике Чугуновой (1959). Всего отобрано 1600 маргинальных лучей. Спилы лучей толщиной 0.2–0.4 мм просматривали под биноклем (МБС-10) в падающем свете. Возраст определён у 1359 экз.

В качестве сравнительного материала привлечены архивные данные Хабаровского филиала ТИНРО по размерному составу калуги, собранные в 1965–1982 гг., и исследованы 525 спилов лучей этих особей, из которых удалось определить возраст по 392. Для сопоставления темпа роста молоди в приустьевой части Амура и в русле реки изучены выборки особей в возрасте 1+ и 2+ (43 экз.), отловленных в 2010–2011 гг. на удалении около 1000 км от устья, в районе г. Хабаровск.

Для описания линейного роста использовали уравнение Берталанфи (Мина, Клевезаль, 1976):

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}],$$

где L_t – длина рыбы (см) в возрасте t (гг.); L_∞ – асимптотическая длина, мм; k – коэффициент роста Брууди; t_0 – теоретический возраст (лет), в котором рыба имела бы нулевую длину, если бы всегда росла в соответствии с этой зависимостью (Рикер, 1979). Значение коэффициента может

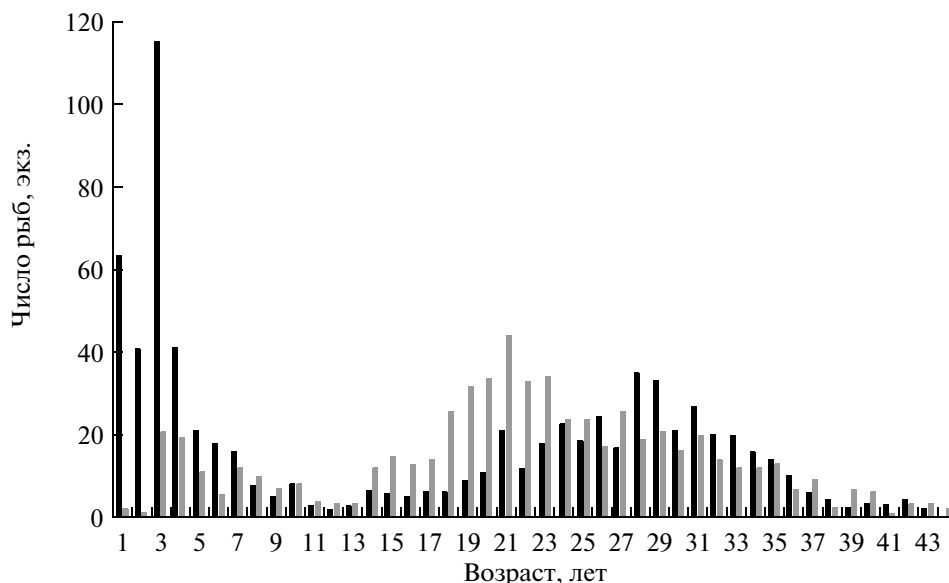


Рис. 1. Возрастной состав калуги *Acipenser dauricus* в 2005–2008 гг.: (■) – устье Амура, $n = 734$ экз.; (□) – Амурский лиман, $n = 624$ экз.

быть найдено по эмпирическому уравнению Паули (Pauly, 1979): $\lg(-t_0) = -0.3922 - 0.2752 \lg L_\infty - 1.038 \lg k$.

Для описания весового роста использовали уравнение аллометрического роста, представляющее собой степенную функцию зависимости массы тела (W , кг) от длины тела (L , см) по Смитту: $W = aL^b$, где a и b – коэффициенты (Мина, Клевезаль, 1976).

При анализе зависимости массы тела (W , кг) от возраста (t , гг.) также использовали степенную функцию: $W = at^b$, где a и b – коэффициенты.

Максимальную расчётную продолжительность жизни оценивали по формуле: $T_{\text{макс.}} = 3/k$, где k – коэффициент уравнения Бергаланфи (Pauly, 1980).

Значения коэффициентов уравнений подбирали итерационным методом в программе Statistica 7.0 на основе полного массива данных о длине и массе тела рыб в возрастных группах. Значимость различий функций распределения особей по возрастным группам самцов и самок калуги устанавливали с использованием критерия Холмогорова–Смирнова. Нормальность распределения этих рыб по возрастным классам проверяли с использованием теста Шапиро–Вилка. Сравнение длины и массы тела рыб в возрастных группах проводили с использованием t -критерия. Во всех случаях использовали стандартный уровень значимости $p = 0.05$.

Сравнение нашей выборки с архивными сборами ХФТИНРО по возрастному составу и росту рыб из устья реки и лимана проводили без их разделения по полу.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Возрастной состав. Собранная нами выборка калуги представлена особями в возрасте 1+...44+ и одной особью возраста 55+. Максимальная расчётная продолжительность жизни калуги, рассчитанная по уравнению Паули (Pauly, 1980) с использованием константы роста k уравнения Бергаланфи, составила 93.7 лет. Распределение особей по возрастным классам можно охарактеризовать как 3-вершинное (рис. 1). Первая и наибольшая вершина приходится на неполовозрелых особей, две остальные – на половозрелых, которые численно доминируют в нашей выборке. Среди половозрелых рыб одна вершина соответствует особям из лимана, другая – рыбам из устья Амура. В устье реки в уловах гораздо чаще встречается молодь в возрасте до 6+ включительно, причём существенная доля рыб в возрасте 1+ и 2+. В лимане последние отмечены единично (молодь в основном представлена особями возраста от 3+ до 10+), а основу уловов составляют рыбы в возрасте 17+...24+, когда они достигают половой зрелости.

Если рассматривать особей, у которых был определён пол, то распределения самцов и самок по возрасту значимо ($p < 0.05$) различаются (рис. 2). Распределение самок по возрастным группам смещено вправо относительно такового самцов – их число выше в возрастных группах старше 26 лет. Самцы численно доминируют в возрастных группах 18–26 лет.

Темп роста. Средние значения длины самцов и самок в возрастных группах варьируют относительно друг друга (табл. 1), однако как эмпирические, так и теоретические кривые линейного и ве-

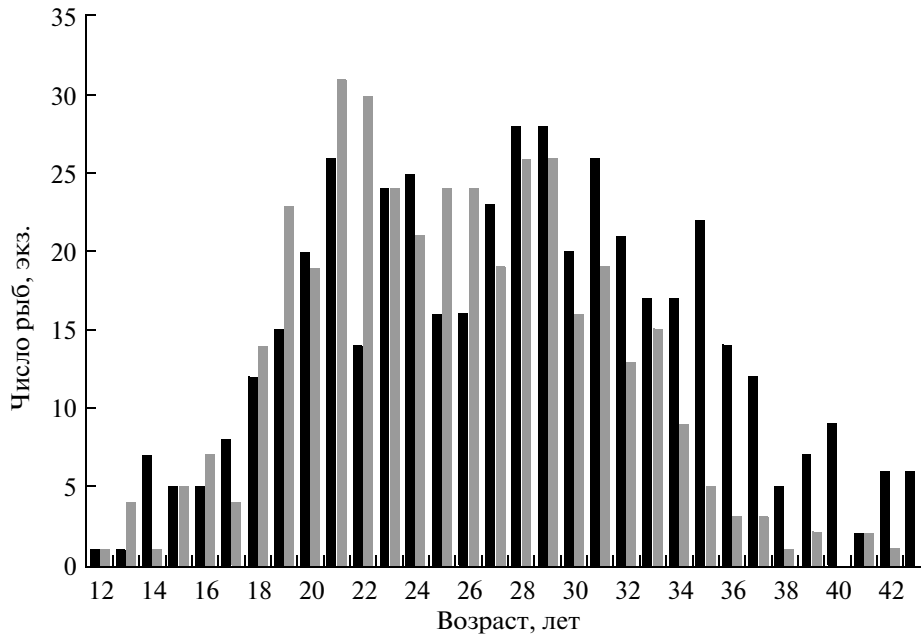


Рис. 2. Соотношение самок и самцов в разных возрастных группах калуги *Acipenser dauricus* в 2005–2008 гг.: (■) – самки, $n = 458$ экз.; (□) – самцы, $n = 392$ экз.

сового роста особей разного пола близки. Статистический анализ выявил наличие значимых отличий самцов и самок по длине только в трёх возрастных группах 29+, 30+ и 31+. Однако после использования поправки Бонферрони (Sokal, Rohlf, 1995), применение которой является обязательным условием при проведении множественного сравнения, уровень значимости различий существенно снизился. При использовании этого критерия величина p снижается пропорционально числу сравнений (Shaffer, 1995). Подобная процедура делает t -тест достаточно “жестким”, вследствие чего обнаруженные нами значимые различия перестали быть таковыми.

Несмотря на отсутствие достоверных отличий при множественном сравнении по t -тесту, полученные нами значения коэффициентов уравнения аллометрического роста и функции Бергаланфи, которые использованы для описания линейного и весового роста самцов и самок (табл. 2), отличаются.

Отметим, что пол мы определяли преимущественно у особей $AC > 100$ см, поэтому при описании эмпирических материалов с помощью уравнения Бергаланфи использовали данные о длине тела половозрелых самцов и самок, поочередно объединённые с показателями длины неполовозрелых особей в возрастных группах (рис. 3). Без проведения данной процедуры значения коэффициентов и характер теоретической кривой носят биологичный характер (табл. 2). Аналогичную схему объединения данных использовали и при описании весового роста с помощью урав-

нения аллометрического роста. Варьирование средних значений массы самцов и самок в размерных классах также имеет место, однако эмпирические и теоретические кривые весового роста особей разного пола близки (рис. 4). Сравнение с использованием t -теста выявило значимые отличия самцов и самок по массе в размерных классах 191–195, 196–200 и 216–220 см.

Имеющиеся в нашем распоряжении данные о размерно-возрастной структуре выборки калуги из Амурского лимана, собранной в 1965–1982 гг., позволили провести сравнение темпа роста и возрастного состава калуги в разные периоды. В целом возрастной ряд калуги лимана, собранной во второй половине прошлого столетия, мало отличается от наших данных (табл. 1). Средние показатели длины во многих возрастных группах рыб сравниваемых выборок заметно разнятся, однако значимые различия обнаружены только у рыб в возрасте 7+: в прошлом веке они имели достоверно меньшие размеры. В возрастных группах старше 16+ наблюдается обратная картина: рыбы, собранные в 2005–2008 гг., уступают по длине и массе особям, отловленным в 1965–1982 гг., причём с возрастом и по мере роста эта разница увеличивается, что особенно заметно на графике весового роста (рис. 5, 6).

Сравнительный анализ размерно-весовых показателей двух возрастных классов калуги (1+ и 2+) из приустьевой части Амура и из русла реки в районе Хабаровска, удалённого от устья на 1000 км и находящегося почти на 500 км южнее по отношению к нему, свидетельствует о более высоком

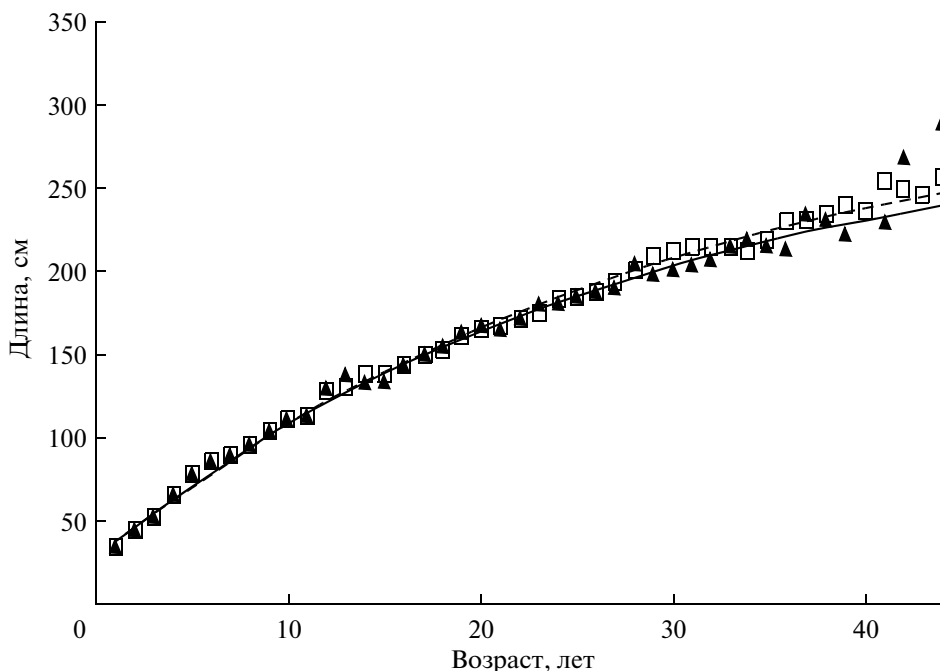


Рис. 3. Зависимость длины (AC) особей калуги *Acipenser dauricus* от возраста, по данным 2005–2008 гг.: (–□–) – неполовозрелые особи + самки, (–▲–) – неполовозрелые особи + самцы. Линии тренда сглажены уравнением Берталанфи, значения его параметров см. в табл. 2.

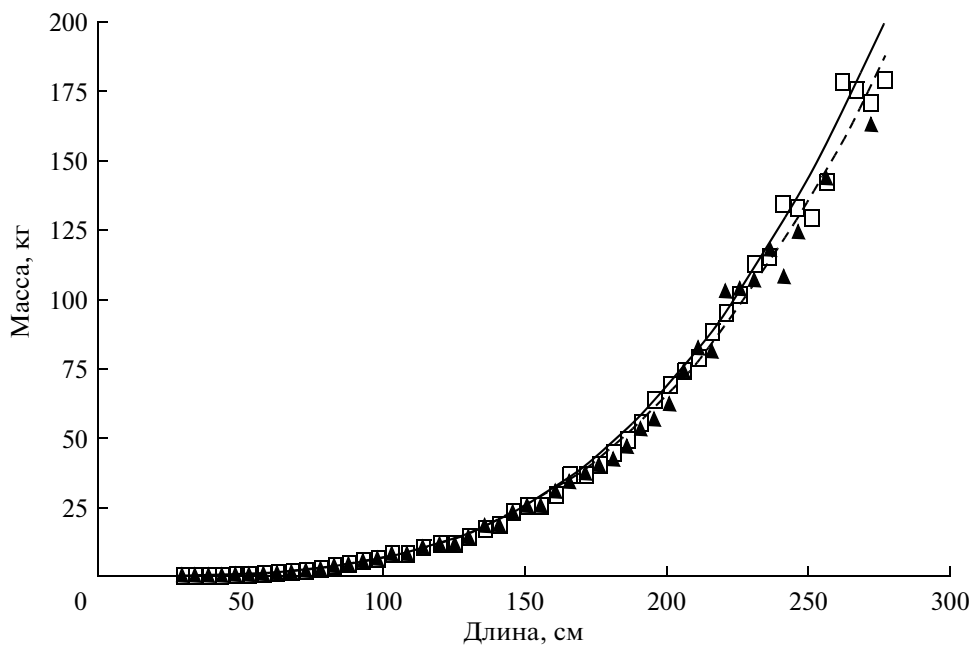


Рис. 4. Зависимость массы от длины (AC), по данным 2005–2008 гг.; обозначения см. на рис. 3. Линии тренда сглажены степенной функцией, значения её параметров см. в табл. 2.

темпе роста молоди в южной части ареала. Так, средние значения длины и массы двухлеток у Хабаровска составляют соответственно 45.0 ± 2.28 см и 581.3 ± 86.2 г (15 экз.) против 34.6 ± 0.42 см и 227.8 ± 9.7 г (72 экз.) у рыб того же возраста из

приустьевой части Амура и лимана. В трёхлетнем возрасте разница между данными показателями молоди калуги из этих двух районов увеличивается: 51.0 ± 1.04 см и 801.4 ± 65.6 г (28 экз.) против 44.6 ± 1.1 см и 514.4 ± 38.0 г (41 экз.).

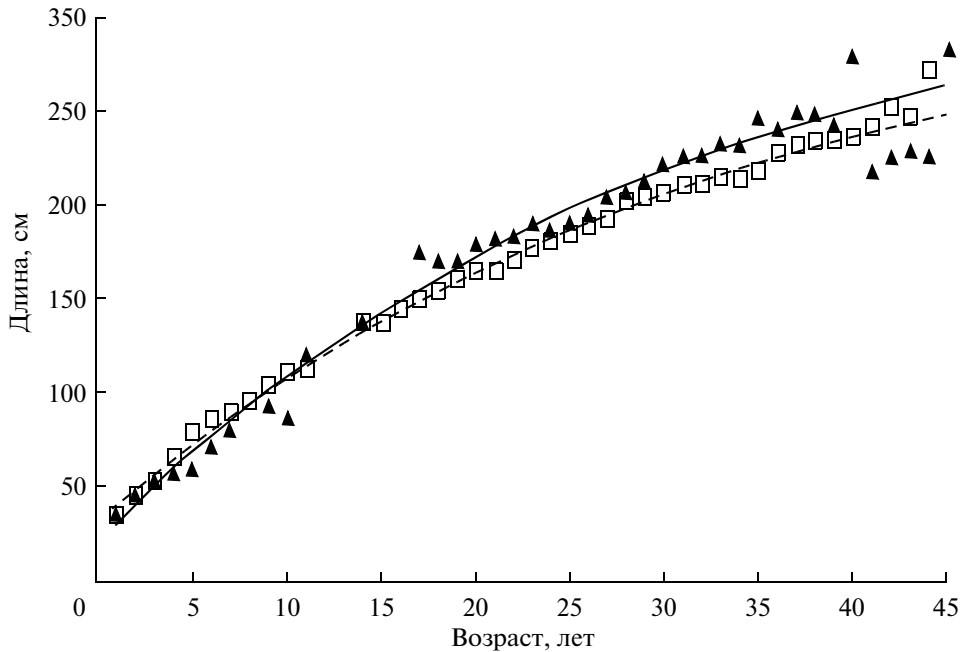


Рис. 5. Зависимость длины (L) особей калуги *Acipenser dauricus* от возраста, по данным 2005–2008 (—□—) и 1965–1982 гг. (—▲—). Линии тренда сглажены уравнением Берталанффи, значения его параметров см. в табл. 2.

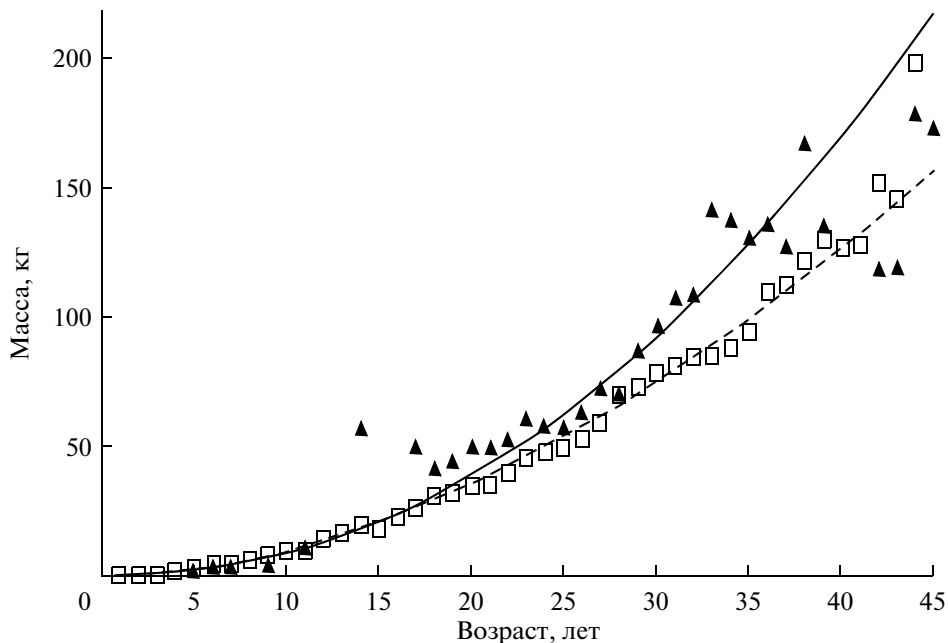


Рис. 6. Зависимость массы (W) особей калуги *Acipenser dauricus* от возраста (t), по данным 2005–2008 ($W = 0.071 \times t^{2.111}$, $R^2 = 0.94$) и 1965–1982 гг. ($W = 0.155 \times t^{1.818}$, $R^2 = 0.94$); обозначения см. на рис. 5. Линии тренда сглажены уравнением аллометрического роста.

ОБСУЖДЕНИЕ

Предельное значение продолжительности жизни калуги (93.7 лет), полученное нами по параметрам уравнения Берталанфи (Pauly, 1980), несколько превышает максимальный возраст (80 лет), который указывают Крыхтин и Горбач (1994).

По нашему мнению, выявленные особенности распределения особей калуги по возрастным классам в нашей выборке (рис. 1) детерминированы спецификой сбора материала. Основу уловов калуги в устье Амура составляют зрелые особи, отловленные во время нерестовых миграций. Меньшая часть улова приходится на молодь пер-

Таблица 1. Длина (АС) и масса (W) особей калуги *Acipenser dauricus* по возрастным группам в 1965–1982 и 2005–2008 гг.

Возраст, лет	Сборы 2005–2008 гг.						Сборы 1965–1982 гг.					
	самцы			самки			оба пола			оба пола		
	АС, см	W, кг	n, экз.	АС, см	W, кг	n, экз.	АС, см	W, кг	n, экз.	АС, см	W, кг	n, экз.
1+							34.6 ± 0.4 $26-49$	0.2 ± 0.01 $0.1-0.7$	72	36.8 ± 1.1 $35.0-40.0$	0.2	4
2+							45.0 ± 1.0 $28-62$	0.5 ± 0.04 $0.1-1.3$	42	43.4 ± 1.0 $33.0-49.0$	0.2	16
3+							52.7 ± 0.6 $37-73$	0.9 ± 0.03 $0.3-2.4$	142	50.4 ± 1.1 $43.0-63.0$		27
4+			1	73.0	2.4		65.0 ± 1.1 $50-81$	1.8 ± 0.2 $0.7-3.4$	60	56.5 ± 2.0 $40.0-64.0$		13
5+							78.3 ± 1.3 $67-96$	3.1 ± 0.2 $1.5-6.1$	32	59.0 ± 4.3 $47.0-67.0$	1.6	4
6+							85.6 ± 1.4 $71-95$	4.3 ± 0.2 $2.55-6.50$	24	70.6 ± 6.7 $57.5-89.0$	2.3 ± 1.6 $0.7-4.0$	4
7+							89.6 ± 1.4 $75-107$	4.8 ± 0.3 $2.5-9.2$	28	79.7 ± 3.6 $65.0-92.0$	3.4 ± 0.9 $2.5-4.3$	7
8+							95.5 ± 2.3 $78-116$	6.1 ± 0.4 $3.2-10.1$	17	75.0		1
9+	117.0	12.0	1				103.8 ± 2.9 $90-120$	8.0 ± 0.7 $5.1-12.0$	11	92.1 ± 6.2 $81.0-109.0$	4.0	4
10+	120.0	11.1	1				110.9 ± 2.2 $89-130$	9.8 ± 0.6 $5.2-14.3$	18	85.7 ± 3.5 $79.0-91.0$		3
11+							112.5 ± 3.9 $99-128$	9.6 ± 0.9 $6.4-14.6$	8	120.0 ± 10.0 $110.0-130.0$	10.9 ± 3.9 $97.0-14.9$	2
12+	134.0	16.6	1	126.0	12.3	1	128.0 ± 2.6 $120-137$	14.9 ± 0.9 $12.3-17.3$	6	–		6
13+	135.8 ± 4.3 $126-144$	17.9 ± 2.7 $12.0-24.0$	4	121.0	13.0	1	134.0 ± 3.8 $121-144$	16.9 ± 1.9 $12.0-24.0$	6	–		6
14+	149.0	24.0	1	142.3 ± 4.1 $131-157$	21.5 ± 2.7 $14.5-28.0$	7	138.2 ± 3.8 $114-157$	19.8 ± 2.0 $10.4-28.0$	10	139.5 ± 34.5 $105.0-174.0$	57.0	2
15+	133.4 ± 1.9 $126-137$	18.1 ± 1.2 $14.4-21.5$	5	147.0 ± 4.2 $135-158$	22.8 ± 1.2 $19.5-25.5$	5	136.6 ± 2.2 $125-158$	18.8 ± 0.9 $13.0-25.5$	14	172.0		1
16+	146.6 ± 6.0 $125-171$	22.8 ± 2.8 $13.0-34.5$	7	150.0 ± 5.9 $135-169$	25.3 ± 2.7 $19.5-34.2$	5	144.3 ± 3.2 $125-171$	22.9 ± 1.4 $13.0-34.5$	18	124.0 ± 53.0 $71.0-177.0$		2

Таблица 1. Продолжение

Возраст, лет	Сборы 2005–2008 гт.						Сборы 1965–1982 гт.					
	самцы			самки			оба пола			оба пола		
	АС, см	W, кг	n, экз.	АС, см	W, кг	n, экз.	АС, см	W, кг	n, экз.	АС, см	W, кг	n, экз.
17+	$\frac{151.8 \pm 7.5}{135-171}$	$\frac{27.2 \pm 3.9}{21.0-38.0}$	4	$\frac{152.6 \pm 3.4}{139-167}$	$\frac{27.2 \pm 2.0}{18.4-36.5}$	8	$\frac{150.0 \pm 2.8}{129-171}$	$\frac{26.7 \pm 1.4}{18.4-38.0}$	15	$\frac{148.3 \pm 26.1}{71.0-182.0}$	$\frac{50.5 \pm 0.5}{50.0-51.0}$	4
18+	$\frac{158.6 \pm 3.4}{133-192}$	$\frac{33.3 \pm 3.2}{0.2-64.4}$	14	$\frac{155.3 \pm 4.7}{140-184}$	$\frac{30.1 \pm 2.9}{20.0-50.0}$	12	$\frac{154.4 \pm 2.7}{115-192}$	$\frac{30.8 \pm 1.9}{20.0-64.4}$	29	$\frac{169.5 \pm 4.0}{149.0-182.0}$	$\frac{42.0 \pm 2.6}{36.0-50.0}$	8
19+	$\frac{163.3 \pm 2.5}{143-192}$	$\frac{32.8 \pm 1.9}{20.1-55.5}$	23	$\frac{159.4 \pm 3.3}{140-186}$	$\frac{33.9 \pm 3.3}{21.5-66.6}$	15	$\frac{160.8 \pm 1.9}{140-192}$	$\frac{32.4 \pm 1.4}{20.1-66.6}$	39	$\frac{169.7 \pm 2.6}{154.0-204.0}$	$\frac{44.1 \pm 2.5}{35.0-81.0}$	20
20+	$\frac{165.4 \pm 2.6}{152-190}$	$\frac{36.1 \pm 2.2}{25.0-53.8}$	20	$\frac{164.7 \pm 2.6}{148-190}$	$\frac{34.9 \pm 1.9}{25.5-50.6}$	20	$\frac{164.6 \pm 1.8}{142-190}$	$\frac{34.8 \pm 1.3}{20.8-53.8}$	44	$\frac{178.2 \pm 2.2}{163.0-193.0}$	$\frac{49.9 \pm 2.7}{36.5-68.0}$	14
21+	$\frac{163.6 \pm 1.5}{150-186}$	$\frac{35.9 \pm 1.5}{25.2-61.0}$	32	$\frac{166.2 \pm 2.1}{147-189}$	$\frac{35.3 \pm 1.7}{26.0-49.5}$	26	$\frac{164.7 \pm 1.2}{147-189}$	$\frac{35.5 \pm 1.0}{24.9-61.0}$	56	$\frac{181.8 \pm 2.6}{168.0-198.0}$	$\frac{49.7 \pm 2.3}{37.0-60.0}$	12
22+	$\frac{170.6 \pm 2.1}{150-186}$	$\frac{35.9 \pm 1.5}{25.2-61.0}$	30	$\frac{171.3 \pm 3.8}{150-195}$	$\frac{41.1 \pm 3.8}{24.0-72.0}$	14	$\frac{170.5 \pm 1.9}{150-213}$	$\frac{39.5 \pm 1.6}{24.0-72.0}$	44	$\frac{182.8 \pm 4.0}{167.0-210.0}$	$\frac{52.7 \pm 5.1}{36.0-93.5}$	13
23+	$\frac{176.7 \pm 2.3}{157-201}$	$\frac{42.9 \pm 2.1}{26.6-78.0}$	25	$\frac{174.6 \pm 2.1}{159-197}$	$\frac{45.9 \pm 2.3}{30.0-67.5}$	25	$\frac{175.3 \pm 1.5}{157-201}$	$\frac{43.8 \pm 1.4}{26.6-78.0}$	52	$\frac{188.6 \pm 3.2}{174.0-224.0}$	$\frac{60.4 \pm 4.1}{45.0-91.0}$	16
24+	$\frac{179 \pm 1.7}{167-190}$	$\frac{43.9 \pm 1.8}{32.0-58.6}$	21	$\frac{182.4 \pm 2.6}{160-220}$	$\frac{51.8 \pm 2.6}{31.7-82.2}$	25	$\frac{180.8 \pm 1.6}{160-220}$	$\frac{48.1 \pm 1.6}{31.7-82.2}$	46	$\frac{186.6 \pm 3.9}{168.0-207.0}$	$\frac{57.4 \pm 5.2}{43.0-92.0}$	13
25+	$\frac{182.1 \pm 1.8}{169-200}$	$\frac{47.3 \pm 2.2}{35.3-74.0}$	24	$\frac{183.3 \pm 2.9}{168-216}$	$\frac{52.0 \pm 3.3}{35.0-88.0}$	17	$\frac{182.9 \pm 1.6}{168-216}$	$\frac{49.2 \pm 1.7}{35.0-88.0}$	43	$\frac{190.2 \pm 4.5}{167-242.0}$	$\frac{57.5 \pm 5.5}{34.0-137.0}$	24
26+	$\frac{185.3 \pm 1.8}{172-203}$	$\frac{51.2 \pm 2.2}{32.4-78.0}$	24	$\frac{187.3 \pm 2.5}{171-205}$	$\frac{55.7 \pm 3.6}{39.8-85.0}$	16	$\frac{186.5 \pm 1.5}{171-205}$	$\frac{53.1 \pm 1.8}{32.4-85.0}$	41	$\frac{195.6 \pm 4.4}{171.0-236.0}$	$\frac{62.6 \pm 5.2}{41.0-110.0}$	18
27+	$\frac{189.2 \pm 2.0}{176-205}$	$\frac{56.4 \pm 2.4}{40.2-80.0}$	19	$\frac{192.2 \pm 2.7}{171-235}$	$\frac{60.8 \pm 3.5}{37.0-112.3}$	24	$\frac{190.9 \pm 1.7}{171-235}$	$\frac{59.0 \pm 2.1}{37.0-112.3}$	43	$\frac{203.8 \pm 4.3}{168-224.0}$	$\frac{72.0 \pm 5.8}{44.0-107.0}$	13
28+	$\frac{203.0 \pm 2.7}{185-232}$	$\frac{71.5 \pm 3.7}{47.0-111.4}$	26	$\frac{199.2 \pm 2.8}{180-235}$	$\frac{69.2 \pm 4.0}{39.1-133.0}$	28	$\frac{201.0 \pm 1.9}{180-235}$	$\frac{70.0 \pm 2.8}{39.1-133.0}$	54	$\frac{205.3 \pm 5.6}{179.0-263.0}$	$\frac{70.8 \pm 4.0}{40.0-92.0}$	18
29+	$\frac{197.3 \pm 2.7}{180-232}$	$\frac{67.0 \pm 4.8}{41.0-131.0}$	26	$\frac{208.3 \pm 3.9}{182-272}$	$\frac{79.1 \pm 5.4}{50.0-185.0}$	28	$\frac{203.0 \pm 2.5}{180-272}$	$\frac{72.6 \pm 3.5}{41.0-185.0}$	54	$\frac{212.7 \pm 4.9}{171.0-225.0}$	$\frac{86.3 \pm 8.3}{45.0-166.0}$	18
30+	$\frac{199.6 \pm 2.7}{185-229}$	$\frac{67.2 \pm 4.1}{48.6-105.0}$	17	$\frac{211.3 \pm 3.6}{183-233}$	$\frac{86.2 \pm 5.6}{47.6-124.0}$	20	$\frac{206.0 \pm 2.4}{183-233}$	$\frac{77.8 \pm 3.8}{47.6-124.0}$	37	$\frac{221.6 \pm 3.7}{183.0-250.0}$	$\frac{95.6 \pm 7.2}{65.0-148.0}$	24
31+	$\frac{203.0 \pm 4.0}{180-253}$	$\frac{67.3 \pm 4.2}{43.7-120.8}$	19	$\frac{214.1 \pm 3.4}{186-246}$	$\frac{90.2 \pm 4.9}{55.0-140.2}$	26	$\frac{209.1 \pm 2.9}{180-253}$	$\frac{80.6 \pm 3.6}{43.7-140.2}$	45	$\frac{224.6 \pm 3.6}{200.0-250.0}$	$\frac{107.5 \pm 7.7}{82.0-144.0}$	14

Таблица 1. Окончание

Возраст, лет	Сборы 2005–2008 гт.						Сборы 1965–1982 гт.						
	самцы			самки			оба пола			оба пола			
	АС, см	W, кг	n, экз.	АС, см	W, кг	n, экз.	АС, см	W, кг	n, экз.	АС, см	W, кг	n, экз.	
32+	206.0 ± 2.8 $192-220$	84.0 ± 5.4 $53.0-110.0$	13	213.4 ± 4.1 $185-252$	84.9 ± 4.8 $60.4-134.4$	21	210.6 ± 2.8 $185-252$	83.7 ± 3.5 $53.0-134.4$	33	223.9 ± 5.5 $191.0-260.0$	108.6 ± 8.9 $64.0-159.0$	14	
33+	212.5 ± 4.0 $186-238$	82.8 ± 5.4 $54.8-114.0$	15	213.9 ± 4.2 $185-248$	87.0 ± 7.5 $22.6-155.0$	17	213.3 ± 2.9 $185-248$	84.6 ± 4.6 $22.6-155.0$	32	231.9 ± 9.5 $192.0-295.0$	141.3 ± 41.2 $93.5-265.0$	9	
34+	217.9 ± 5.5 $194-254$	94.6 ± 7.7 $49.8-144.0$	10	209.9 ± 4.0 $183-242$	80.8 ± 5.2 $43.0-118.0$	17	212.9 ± 3.3 $183-254$	87.3 ± 4.4 $43.0-144.0$	27	230.9 ± 5.3 $203.0-265.0$	137.3 ± 19.1 $97.0-204.0$	11	
35+	214.2 ± 4.6 $200-224$	87.8 ± 7.3 $69.3-104.0$	5	217.6 ± 2.2 $200-240$	96.0 ± 3.4 $69.8-133.0$	22	216.9 ± 2.0 $200-240$	94.2 ± 2.9 $69.3-133.0$	27	245.3 ± 6.7 $211.0-286.0$	131.0	13	
36+	212.0 ± 10.0 $196-230$	91.7 ± 13.4 $67.0-113.0$	3	229.2 ± 4.9 $198-263$	113.8 ± 9.9 $69.0-190.0$	14	226.2 ± 4.5 $196-263$	109.7 ± 8.5 $67.0-190.0$	16	238.5 ± 4.1 $227.0-245.0$	135.5 ± 9.5 $119.0-153.0$	4	
37+	232.7 ± 4.4 $226-241$	123.9 ± 3.2 $119.0-130.0$	3	229.5 ± 4.8 $202-254$	109.0 ± 7.9 $73.0-174.0$	12	230.1 ± 3.9 $202-254$	112.0 ± 6.5 $73.0-174.0$	15	247.8 ± 7.6 $227.0-281.0$	127.0 ± 15.7 $104.0-157.0$	6	
38+	230	135.6	1	233.6 ± 10.9 $211-270$	118.6 ± 12.9 $90.4-158.0$	5	233.0 ± 8.9 $211-270$	121.4 ± 10.9 $90.4-158.0$	6	247.2 ± 7.9 $215.0-263.0$	167.5 ± 0.5 $167.0-168.0$	6	
39+	221.0 ± 2.0 $219-223$	116.0 ± 7.0 $109.0-123.0$	2	238.2 ± 8.4 $204-267$	134.4 ± 12.2 $94.0-185.0$	7	233.5 ± 6.3 $204-267$	130.3 ± 9.8 $94.0-185.0$	9	241.3 ± 11.1 $221.0-261.0$	135.0	4	
40+	228.0 ± 16.0 $212-244$	92.3 ± 34.3 $58.0-126.6$	2	252.5 ± 13.5 $239-266$	126.0 ± 11.7 $91.0-192.0$	9	234.8 ± 6.5 $215-273$	126.0 ± 11.7 $91.0-192.0$	9	278.0		1	
42+	267.0	163.0	1	248.5 ± 7.2 $216-262$	149.9 ± 16.1 $97.0-184.0$	6	251.1 ± 6.6 $216-267$	152.1 ± 13.3 $97.0-184.0$	6	216.0	119.0	1	
43+	—	—	—	245.2 ± 6.5 $229-269$	145.6 ± 11.1 $120.0-196.0$	6	245.2 ± 6.5 $229-269$	145.6 ± 11.1 $120.0-196.0$	6	225.0	119.0	1	
44+	287.0	225.0	1	255.0	172.0	1	271.0 ± 16 $255-287$	198.5 ± 26.5 $172.0-225.0$	2	227.0	117.0	1	
45+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
46+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
55+	323.0	278.0	1	323.0	278.0	1	323.0	278.0	1	224.0	173.0	1	
										280.0	237.0	1	

Примечание. Над чертой — среднее значение показателя и его ошибка, под чертой — пределы варьирования.

Таблица 2. Параметры уравнений, использованных при описании линейного и весового роста калуги *Acipenser dauricus*

Группы рыб	Уравнение Бергаланфи				Зависимость длина—масса	
	L_{∞} , см	k	t_0 , годы	R^2	a	b
Неполовозрелые	457.1 ± 28.7	0.017 ± 0.002	-5.68 ± 0.62	0.94	$2.10 \times 10^{-6} \pm 2.41 \times 10^{-7}$	3.26 ± 0.02
Самцы	56858.4 ± 3815668.8	0.001 ± 0.005	-22.64 ± 6.71	0.76	$2.47 \times 10^{-6} \pm 4.82 \times 10^{-7}$	3.23 ± 0.03
Самки	410.1 ± 80.4	0.018 ± 0.007	-8.59 ± 3.52	0.75	$1.72 \times 10^{-6} \pm 4.13 \times 10^{-7}$	3.31 ± 0.04
Неполовозрелые и самцы	294.1 ± 6.8	0.036 ± 0.002	-2.80 ± 0.14	0.97	$2.39 \times 10^{-6} \pm 2.90 \times 10^{-7}$	3.23 ± 0.03
Неполовозрелые и самки	312.4 ± 7.1	0.033 ± 0.001	-2.88 ± 0.15	0.97	$1.63 \times 10^{-6} \pm 2.53 \times 10^{-7}$	3.31 ± 0.02
Выборка 2005–2008 гг.	314.6 ± 6.4	0.032 ± 0.001	-3.03 ± 0.14	0.96	$1.80 \times 10^{-6} \pm 2.12 \times 10^{-7}$	3.29 ± 0.02
Выборка 1965–1982 гг.	329.0 ± 14.7	0.034 ± 0.003	-1.78 ± 0.33	0.95	$2.31 \times 10^{-6} \pm 5.51 \times 10^{-7}$	3.26 ± 0.04

вых пяти лет жизни. Их присутствие наряду со зрелыми особями в уловах крупноячеистых сетей обусловлено наличием у молоди калуги хорошо развитых костных покровных элементов — жучек, служащих для защиты от хищников в постэмбриональный период (Солдатов, 1915; Никольский, 1956). Вместе с тем развитый экзоскелет способствует тому, что молодь осетровых хорошо улавливается ставными и особенно плавными сетями из капроновых материалов, использованных нами. В то же время относительно большое число молоди калуги в выборке из устья реки можно объяснить фактически значительной численностью молоди на первых годах жизни, что обусловлено высокой плодовитостью этого вида (Крыхтин, Горбач, 1996; Кошелев, Рубан, 2012). Отметим, что именно в первые годы жизни для калуги характерна наибольшая смертность. Так, полученные нами средние значения мгновенного коэффициента смертности (Z) существенно выше у рыб возраста 1+...12+, чем у 21+...43+ — 59 ± 8 против $34 \pm 8\%$. Высокая плодовитость калуги является одним из алломорфозов осетровых, возникших в ходе эволюции и связанных с их поздним созреванием и продолжительным жизненным циклом (Йогансен, 1955). Помимо этого, высокая плодовитость осетровых компенсирует значительный пресс хищников на ранних этапах развития. В бассейне Амура калуга и амурский осётр *A. schrenckii* — единственные литофилы, размножающиеся непосредственно в русле Амура в мае — начале июля при температуре 8–20°C (Солдатов, 1915; Соин, 1951; Никольский, 1956; Юхименко, 1963; Свирский, 1967). В это время икра и вылупляющиеся личинки калуги и осетра подвергаются выеданию малоценными и хищными рыбами, такими как косатка-скрипун *Pelteobagrus fulvidraco* и косатка-плеть *Leiocassis usuriensis* (Крыхтин, 1979).

Репродуктивная связь калуги с руслом Амура определяет различия в распределении особей разных возрастных групп в лимане и в устье реки (рис. 1). В уловах молоди (до 7 лет включительно) в нижнем течении Амура существенна доля рыб в возрасте 1+ и 2+, тогда как в лимане они отмечаются единично. Молодые рыбы из русла Амура в его лиман мигрируют в основном в возрасте от 3+ до 10+, но доля их в общей выборке также не велика. Если рассматривать возрастные классы старше 13+, т. е. приближающихся к достижению половой зрелости и собственно половозрелых особей, то, наоборот, в лимане их отловлено больше, чем в устье Амура. На основе этого картина пространственного распределения калуги разного возраста, на наш взгляд, складывается следующим образом. Молодь калуги в первые 2–3 года жизни приурочена к руслу Амура, где она появилась на свет. По мере роста калуга в возрасте 3–5 лет ($AC > 50$ см) начинает массово выходить на нагул в Амурский лиман (Кошелев, 2006). По достижению возраста 7+...13+ она в основной массе перемещается в лиман, где рассредоточивается на местах нагула. Часто такие особи в своих нагульных миграциях не ограничиваются опреснёнными водами Амурского лимана и выходят за его пределы. Случаи поимки молодых рыб ($AC > 100$ см) отмечены практически вдоль всего побережья Охотского и Японского морей (Кошелев и др., 2012). Поэтому малочисленность особей в возрасте 5+...17+ в выборке из лимана можно объяснить массовым выходом калуги на нагул в воды обоих морей. С началом полового созревания эти рыбы возвращаются в лиман. Созревшие особи в возрасте 18–23 лет при готовности к нересту начинают концентрироваться в приустьевой части Амура. По нашему мнению, именно этот фактор определил наличие второго пика распределения рыб по возрастным классам, поскольку большая

часть этих рыб была нами собрана именно в центральной части Амурского лимана. С началом нерестовой миграции рыбы направляются в русло Амура, формируя нерестовую группировку.

Согласно классификации Замахаева (1959), по соотношению полов в разных размерных и возрастных группах калуга относится ко второму типу – самки преобладают среди особей старшего возраста и позднее созревают (Кошелев, Рубан, 2012). Среди молодых половозрелых рыб (18+...26+) преобладают самцы. Преобладание самок отмечено среди крупных рыб (рис. 2). Аналогичная закономерность характерна для большинства представителей Cyprinidae, Coregonidae, Salmonidae, Percidae и Pleuronectidae (Никольский, 1965). То же типично для других осетровых и, в частности, было отмечено нами у амурского осетра (Кошелев и др., 2009). Для калуги и амурского осетра в старших возрастных группах оказались типичными более высокие значения мгновенного коэффициента смертности у самцов по сравнению с самками: у калуги в возрасте 34+...55+ – 21.8 против 7.2%, у амурского осетра в возрасте 29+ и старше – 48 против 37%.

У калуги, в отличие от амурского осетра, не выявлены существенные различия по длине и массе между самками и самцами одного возраста. Для самок амурского осетра характерны большие значения массы тела в старших возрастных группах (старше 22 лет) и в размерных классах $AC > 130$ см (Кошелев и др., 2009). Различия в значениях коэффициентов уравнения аллометрического роста и функции Бергаланфи (табл. 2), использованных нами при анализе роста самцов и самок, обусловлены разным числом рыб в возрастных группах старше 35+ ($AC > 210$ см) – 14 самцов и 62 самки. Следствием этого является некоторое смещение теоретических кривых роста рыб разного пола (рис. 3). Использование данных по длине и массе тела молоди, поочередно объединённых с такими половозрелых самцов и самок, было необходимо для корректного описания линейного и весового роста. Это связано с тем, что уравнения, используемые нами, лучше всего описывают рост рыб за весь период онтогенеза, в то время как пол мы определяли у половозрелых особей, а молодь отпускали после прижизненного взятия регистрирующей структуры.

Наличие различий по темпу роста самцов и самок у амурского осетра и отсутствие таковых у калуги, на наш взгляд, объясняется различиями в характере питания и в калорийности кормовых объектов этих видов. Известно, что представители рода *Acipenser*, потребляющие бентос, характеризуются неравномерным ростом, но при переходе к ихтиофагии темп их роста резко ускоряется, что отмечено для байкальского осетра *Acipenser baeri baicalensis* (Рубан, 1999; Шатуновский, Ру-

бан, 2010). Калуга по сравнению с амурским осетром питается более калорийным кормом и характеризуется более высоким темпом роста, что может являться причиной отсутствия у неё полового диморфизма в росте. Отметим, что при обитании в пессимальных условиях самцы и самки представителей рода *Acipenser* существенно различаются по росту и продолжительности жизни, что было отмечено для сибирского осетра *A. baerii* рек Лена и Индигирка (Рубан, 1999). Обская, енисейская и байкальская популяции этого вида обитают в лучших термических и трофических условиях, самцы и самки имеют практически равную продолжительность жизни, темп их роста близок (Рубан, 1999).

Результаты сравнения роста молоди калуги (1+...2+) в приустьевой части Амура и в южной части ареала (Хабаровск) показали, что особи из приустьевой части реки растут медленнее. Наиболее вероятной причиной этого является различие в годовой сумме тепла воды этих районов. В приустьевой части Амура она составляет 2389, в районе Хабаровска – 3034 градуса-дней. Возможно, именно обитание в неоптимальных условиях (приустьевой участок) является причиной меньшей продолжительности жизни самцов по сравнению с самками у калуги и амурского осетра.

В настоящее время в приустьевой части Амура и в лимане наблюдается максимальная в пределах ареала численность калуги. В первую очередь это обусловлено исключительно высокими кормовыми ресурсами данного района. Кроме того, на обширной акватории Амурского лимана промысловая смертность особей этого вида значительно ниже по сравнению с речными условиями, где масштабы нелегального промысла в данный момент крайне высоки (Новомодный и др., 2004; Кошелев, Беспалова, 2007).

Трофический фактор является наиболее вероятной причиной различий по темпу роста калуги в 1965–1982 и в 2005–2008 гг. В прошлом линейные и весовые показатели в большинстве возрастных групп калуги старше 17+ были выше (табл. 1). На это же указывают различия коэффициентов уравнений, используемых нами для характеристики роста (табл. 2). Причём с возрастом эта разница увеличивается (рис. 6). Тихоокеанские лососи рода *Oncorhynchus* доминируют в питании калуги летом (Крыхтин, Горбач, 1994), т. е. в период наиболее активного роста. Снижение уловов лососей в бассейне Амура в течение XX в. с 93.5 до 3.0 тыс. т (Новомодный и др., 2004) отражает соответствующее сокращение их численности. Это не могло не отразиться на обеспеченности калуги пищей.

В отличие от половозрелых особей темп роста молоди калуги на современном этапе, наоборот, выше наблюдавшегося в 1965–1982 гг. Значимые отличия по массе и длине отмечены во всех ре-

презентативно представленных выборках рыб возраста до 10+ (наиболее наглядно это проявляется при сравнении пятилетних рыб, так как большую часть молоди не взвешивали). Более интенсивный рост молоди в настоящее время можно объяснить её интенсивным выловом, объём которого многократно повысился в течение последних 15 лет. Это привело к значительному сокращению численности пополнения вида, положительно сказавшись на росте через увеличение обеспеченности пищей. Подобный эффект перелола отмечен у многих промысловых рыб и, в частности, у атлантической трески *Gadus morhua* (Ярагина и др., 1996), белокорого палтуса *Hippoglossus hippoglossus* (Godo, Naug, 1999), камбал *Limanda* (Моисеев, 1946), сельди *Clupea* (Смирнов, 2009), горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Niyma et al., 1998), а также и у осетровых. Так, по археологическим материалам, собранным в бассейне рек Волга и Дон, в прошлом северяга *A. stellatus* отличалась от современной заметно меньшим темпом роста (Яржомбек, 2011). В современный период численность северяги значительно сократилась вследствие чрезмерного промысла, что привело к снижению напряжённости пищевых отношений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Различия в возрастном составе и соотношении возрастных групп калуги в Амурском лимане и в устье реки обусловлены репродуктивной связью вида с руслом Амура. В устье Амура среди молоди существенна доля двух- и трехлеток, а в лимане они встречаются в уловах единично. По достижению возраста 7+...13+ подавляющая часть особей калуги перемещается в лиман, где рассредоточивается в поисках лучших мест нагула. Созревшие особи в возрасте 18–23 лет начинают концентрироваться в приустьевой части Амура. Среди молодых половозрелых рыб преобладают самцы, а в старших возрастных классах — самки. У калуги в отличие от амурского осетра не выявлены существенные различия по длине и массе между самками и самцами одного возраста. Молодые особи калуги из приустьевой части Амура и его лимана уступают по темпу роста рыбам того же возраста, отловленным в русле реки — на 500 км южнее. Наиболее вероятной причиной снижения темпа роста половозрелых особей калуги на современном этапе по сравнению с 1965–1982 гг. является сокращение уровня обеспеченности пищей.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность В.М. Распопову (АГТУ, г. Астрахань) и А.В. Левину (КаспНИРХ, г. Астрахань) за консультации по определению возраста калуги.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Замахаяев Д.Ф.* 1959. О типах размерно-половых соотношений у рыб // Тр. Мосрыбвтуза. Вып. 10. С. 183–209.
- Иоганзен Б.Г.* 1955. Плодовитость рыб и определяющие ее факторы // Вопр. ихтиологии. Вып. 3. С. 57–68.
- Кошелев В.Н.* 2006. Изучение распределения молоди калуги и амурского осетра в лимане Амура в 2005 г. // Матер. науч.-практ. конф. “Ресурсы и экологические проблемы Дальнего Востока”. Хабаровск: Изд-во ДВГУ. С. 180–184.
- Кошелев В.Н., Беспалова Е.В.* 2007. Оценка уровня промысла амурских осетровых // Матер. науч.-практ. конф. “Экология и безопасность водных ресурсов”. Хабаровск: Изд-во ДВГУПС. С. 137–142.
- Кошелев В.Н., Рубан Г.И.* 2012. Созревание и плодовитость калуги *Acipenser dauricus* // Вопр. ихтиологии. Т. 52. № 5. С. 562–570.
- Кошелев В.Н., Михеев П.Б., Литовченко Ж.С. и др.* 2009. Возраст и рост амурского осетра *A. schrenckii* реки Амур // Изв. ТИНРО. Т. 159. С. 137–148.
- Кошелев В.Н., Черниченко Э.П., Балушкин В.А. и др.* 2012. Современные данные о распределении и биологии калуги *Acipenser dauricus* и амурского осетра *Acipenser schrenckii* в водах Охотского и Японского морей // Там же. Т. 169. С. 3–11.
- Крыхтин М.Л.* 1975. Рост калуги *Huso dauricus* (Georgi 1775) в лимане Амура // Там же. Т. 98. С. 129–136.
- Крыхтин М.Л.* 1979. Современное состояние и перспективы развития осетрового хозяйства в бассейне р. Амур // Биологические основы развития осетрового хозяйства в водоемах СССР. М.: Наука. С. 68–74.
- Крыхтин М.Л., Горбач Э.И.* 1994. Осетровые рыбы Дальнего Востока // Экономическая жизнь Дальнего Востока. Т. 1. № 3. С. 86–91.
- Крыхтин М.Л., Горбач Э.И.* 1996. Плодовитость калуги *Huso dauricus* (Georgi 1775) и осетра *Acipenser schrenckii* Brandt, 1869 // Вопр. ихтиологии. Т. 36. № 1. С. 60–64.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.* 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Моисеев П.А.* 1946. Промысловые камбалы Дальнего Востока. Владивосток: Примиздат, 63 с.
- Никольский Г.В.* 1956. Рыбы бассейна Амура. М.: Изд-во АН СССР, 553 с.
- Никольский Г.В.* 1965. Теория динамики стада рыб. М.: Наука, 382 с.
- Новомодный Г.В., Золотухин С.Ф., Шаров П.О.* 2004. Рыбы Амура: богатство и кризис. Владивосток: Апельсин. С. 21–34.
- Правдин И.Ф.* 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Пробатов А.Н.* 1935. Материалы по изучению осетровых рыб Амура // Уч. зап. ПермГУ. Т. 1. Вып. 1. С. 33–72.
- Рикер У.Е.* 1979. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.
- Рубан Г.И.* 1999. Сибирский осетр *Acipenser baerii* Brandt (структура вида и экология). М.: ГЕОС, 236 с.

- Свирский В.Г.* 1967. Амурский осетр и калуга (систематика, биология, перспективы воспроизводства): Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: ТИНРО, 399 с.
- Смирнов А.А.* 2009. Гижигинско-камчатская сельдь. Магадан: Изд-во МагаданНИРО, 149 с.
- Соин С.Г.* 1951. Материалы по развитию осетровых р. Амур // Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945–1949 гг. М.: МОИП. С. 223–232.
- Солдатов В.К.* 1915. Исследование осетровых Амура // Материалы к познанию русского рыболовства. Т. 3. Вып. 12. Пг.: Изд-во Киришбаума, 415 с.
- Чугунова Н.И.* 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М.: Изд-во АН СССР, 164 с.
- Шатуновский М.И., Рубан Г.И.* 2010. Внутривидовая изменчивость жизненных стратегий бореальных рыб на примере видов с широким ареалом // Изв. РАН. Сер. биол. № 4. С. 486–497.
- Юхименко С.С.* 1963. Питание амурского осетра и калуги в нижнем течении Амура // Вопр. ихтиологии. Т. 3. Вып. 2 (27). С. 311–318.
- Ярагина Н.А., Лебедь Н.И., Шевелев М.С.* 1996. Промысел // Треска Баренцева моря / Под ред. Бойцова В.Д. и др. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 207–228.
- Яржомбек А.А.* 2011. Закономерности роста промысловых рыб. М.: Изд-во ВНИРО, 182 с.
- Godø O.R., Haug T.* 1999. Growth rate and sexual maturity in cod (*Gadus morhua*) and Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) // J. Northw. Atl. Fish. Sci. V. 25. P. 115–123.
- Hiyama Y., Hasegawa S., Kato F.* 1998. Density dependent effects on body weight of the pink salmon in the Japan Sea // Bull. Jpn. Sea Nat. Fish. Res. Inst. V. 48. P. 17–25.
- Pauly D.* 1979. Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of von Bertalanffy's growth formula // Ber. Inst. Meereskd. Christian-Albrechts Univ. Kiel. № 63. 156 p.
- Pauly D.* 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperatures in 175 fish stocks // J. Cons. Int. Explor. Mer. № 39. P. 175–192.
- Shaffer J.* 1995. Multiple hypothesis testing // Ann. Rev. Psychol. V. 46. P. 561–584.
- Sokal R., Rohlf F.* 1995. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. N.Y.: W. H. Freeman and Co., 887 p.