

УДК 597.553.2

ПЛОДОВИТОСТЬ И РОСТ КИЖУЧА (*ONCORHYNCHUS KISUTCH*) КАМЧАТКИ

Ж. Х. Зорбиди



Вед. н. с., Камчатский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
683000 Петропавловск-Камчатский, Набережная, 18
Тел., факс: (4152) 41-27-01; (4152) 42-07-74
E-mail: zorbidi.g.h@kamniro.ru

ВОСТОЧНАЯ И ЗАПАДНАЯ КАМЧАТКА, КИЖУЧ, ТЕМП РОСТА, ПЛОДОВИТОСТЬ

Анализ темпа роста кижуча в течение 2005–2010 гг. показал идентичность в характере изменчивости величины приростов у особей стад восточного и западного побережий Камчатки по четным и нечетным годам. Темп роста кижуча за последние шесть лет снизился и в пресноводный, и морской периоды жизни по сравнению с среднемноголетними данными (1960–2002 гг.). Зависимость абсолютной плодовитости от роста молоди в пресных водах проявляется преимущественно от размеров скатывающихся двухгодовиков, при условии их хорошего роста в год миграции на нерест. Коэффициенты корреляции в большинстве случаев составляют 0,62–0,64. Конечная же плодовитость зависит от факторов, влияющих на характер роста рыб в течение морского периода жизни и определяющих формирование абсолютной индивидуальной плодовитости. Чем выше темп роста рыб одного возраста в море, тем, при прочих равных условиях, выше их плодовитость. Коэффициенты корреляции практически во всех случаях колеблются в пределах 0,57–0,75.

FECUNDITY AND GROWTH OF KAMCHATKA COHO SALMON *ONCORHYNCHUS KISUTCH*

Zh. H. Zorbidi

Leader scientist, Kamchatka Research Institute of Fisheries and Oceanography
683000 Petropavlovsk-Kamchatsky, Naberezhnaya, 18
Tel., fax: (4152) 41-27-01; (4152) 42-07-74
E-mail: zorbidi.g.h@kamniro.ru

EAST AND WEST KAMCHATKA, COHO SALMON, GROWTH RATE, FECUNDITY

Analysis of growth rate of coho salmon for 2005–2010 has demonstrated identical character of variations in dynamics of increments for coho salmon from the east and west coasts of Kamchatka in even and odd years. The growth rate of coho salmon has been reduced for recent six years during freshwater and marine periods of life comparing to the average annual growth rate for 1960–2002. Correlation between absolute fecundity and juvenile freshwater growth can be seen well depending on the body size of migrating two-yearlings under the term of a good growth in the year of spawning migration. The correlation coefficients in most cases are 0.62–0.64. Final fecundity depends on the factors, determining the character of the growth of coho salmon during marine period of life and the absolute individual fecundity formation. The higher the growth rate of fish of same one age at sea, the higher their fecundity, when all the other terms were same. The correlation coefficients vary almost in all cases in range 0.57–0.75.

Плодовитость дальневосточных лососей из большинства районов их воспроизводства изучена достаточно хорошо. При этом многими авторами отмечается связь между количеством отложенной икры и численностью потомства, а также с качественными показателями покатной молоди и условиями (трофическими) в период нагула в океане (Николаева, 1974; Иванков, 2001; Рослый, 2002; Каев, 2003; Зорбиди, 2010а). В отношении азиатского кижуча установлены существенные различия в плодовитости самок из разных районов воспроизводства, прослежены динамика абсолютной плодовитости в течение длительного времени у отдельных популяций (Зорбиди, 2010б). Кроме того, отмечена высокая связь абсолютной плодовитости с весом и длиной рыб, в меньшей степени — с

возрастом (Зорбиди, 2010а). Однако вопросы формирования плодовитости кижуча, причины, определяющие ее изменчивость в межгодовом аспекте у особей одного поколения, созревающих в разном возрасте, пока не исследованы и вызывают определенный интерес.

В настоящей работе проведен анализ материалов по плодовитости самок кижуча, темпу роста производителей и сделана попытка выяснить степень связи плодовитости некоторых стад Камчатки с характером роста и некоторыми структурными элементами чешуи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Воспроизводительная способность популяций оценивается по таким показателям как абсолютная

(АП) и популяционная плодовитость. При проведении исследований ограничили изучением характера изменчивости индивидуальной абсолютной плодовитости самок кижуча некоторых стад Камчатки за многолетний период.

Для характеристики возраста и темпа роста кижуча использованы сборы чешуи кижуча из уловов в устьевых пространствах рек восточного и западного побережий Камчатки в период массового нерестового хода (август). Анализ материалов из рек Камчатка и Большая проведен за 2005–2010 гг., из р. Воровская и Хайрюзова — за 2008–2010 гг. Всего исследовано 1303 экз. чешуи для расчета роста методом прямой пропорциональности и просчета структурных элементов чешуи — количество склеритов в каждой зоне роста. Кроме того, отдельно для рыб разного возраста измерялся радиус чешуи в делениях окуляр-микрометра при увеличении $8\times$.

Полученные данные сравнивались с динамикой абсолютной плодовитости самок в августе. При сравнении характера роста, годовых приростов и количества склеритов на чешуе кижуча разных популяций использовались объединенные данные для самцов и самок, что позволило увеличить выборку исследуемого материала. Анализ материала выполнен согласно общепринятым в ихтиологических исследованиях методам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Абсолютная плодовитость отдельных стад кижуча значительно трансгрессирует. По данным Викета (Wickett, 1951), плодовитость кижуча колеблется в среднем от 2313 икринок в реках Британской Колумбии до 3152 в р. Фрейзер. Высокой плодовитостью выделяется кижуч Аляски — средние показатели варьируют в пределах 4510–4706 (1724–6909) икринок. Плодовитость азиатских популяций превышает плодовитость американских. Как считает О.Ф. Гриценко (2002), это обстоятельство говорит о том, что воспроизводство американского кижуча протекает в более благоприятных условиях. Учитывая это, следует полагать, что высокая индивидуальная плодовитость самок кижуча характерна для регионов, где воспроизводятся малочисленные стада кижуча. Это касается Сахалина, некоторых рек северо-охотского побережья и северных рек Камчатки. Индивидуальная абсолютная плодовитость кижуча о. Сахалин колеблется от 1760 до 9010 икринок. По данным А.П. Таболина и С.Л. Марченко (2001), индивидуальная абсолютная плодовитость кижуча из рек материкового побережья Охотского моря ко-

леблется в еще более широком диапазоне — от 1475 до 10 152 икринок.

Согласно сообщениям американских исследователей (Rounsefell, 1957), плодовитость кижуча с юга на север уменьшается. Однако для камчатских стад наиболее высокая плодовитость отмечена Л.Е. Грачевым (1968) у кижуча р. Авьявям (северо-восток Камчатки) — 7014 (6922–7079) икринок. Абсолютная плодовитость чукотского кижуча возраста 2.1+ в среднем составляет 4993 икринки (Черешнев, Агапов, 1992). Увеличение плодовитости самок северных популяций отмечается и у других лососевых рыб, в частности у кеты (Штундюк, 1983). Наиболее высокая средняя АП отмечается в последние годы у кижуча северных популяций — р. Хайлюля (5008 \pm 42), р. Русакова (5157 \pm 58) и р. Апука (5550 \pm 79). Индивидуальная минимальная плодовитость кижуча р. Камчатка (юго-восток) — около 1100 икринок, максимальная превышает 13 000 икринок. Средняя плодовитость рыб в бассейне этой реки за период 1970–2007 гг. составила 4507 \pm 25. Наименьшая плодовитость на восточном побережье Камчатки свойственна самкам р. Налычева (юго-восток Камчатки) — 3967 \pm 102. Причем во всех стадах кижуча восточного побережья (кроме р. Камчатка) до 2007–2008 гг., после достижения минимальных значений в 1990-е годы, наблюдался рост плодовитости, а затем произошло некоторое ее снижение. Однако характер изменчивости плодовитости в межгодовом аспекте несколько различается у самок южных и северных популяций Восточной Камчатки (рис. 1). В динамике АП кижуча рек Паратунка и особенно Авача прослеживается двухлетняя периодичность.

На западном побережье постоянной четкой закономерности увеличения АП с юга на север не обнаруживается. Скорее наоборот. У самок кижуча р. Большая (юго-запад) АП колеблется от 1235 до 10 835 икринок, средняя абсолютная плодовитость (АП) с 1971 по 2007 гг. составила

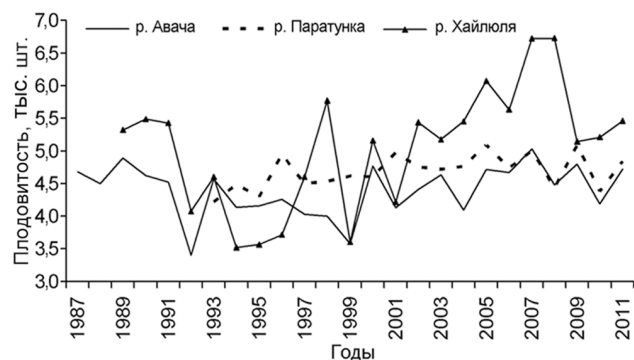


Рис. 1. Динамика плодовитости самок второстепенных рек Восточной Камчатки

4551±33 икринок. Эта цифра заметно выше, чем индивидуальная абсолютная плодовитость (АП) самок «более северных» рек: р. Ича — 4010 икринок и р. Хайрюзова — 3783 икринок, но меньше плодовитости самок других северных рек Западной Камчатки (табл. 1) — Воровская (4735) и Кихчик (4783).

Помимо общих тенденций в изменении АП — уменьшение или увеличение по периодам большой длительности, каждая популяция характеризуется своим уровнем этого показателя. В межгодовом аспекте плодовитость рыб, как и другие биологические характеристики, подвержена значительной изменчивости. В то же время следует отметить, что хотя в средней многолетней плодовитости разных стад кижуча на западном побережье проявляются определенные различия, достоверность различия по этому признаку не очень высока между кижучем рек географически близко расположенных, таких как Большая — Кихчик, Воровская — Колпакова. В целом в стадах на западном побережье отмечается некоторое повышение плодовитости идущих на нерест самок в 2010–2011 гг., но, как правило, не достигнувших многолетних значений (табл. 1), а тенденция к снижению АП, наметившаяся после 2003 г., у большинства популяций продолжает сохраняться.

В отношении двух крупнейших стад — р. Большая и р. Камчатка — следует отметить, что разница в среднемноголетней абсолютной плодовитости самок кижуча практически невелика, но в межгодовом аспекте часто бывает значительна, и в каждом из этих районов проявляются свои особенности ее динамики (рис. 2). Так, имеющиеся многолетние материалы по плодовитости кижуча основных возрастных групп р. Большая свидетельствуют о тенденции ее снижения после 1984 г., а некоторое повышение АП в 1990–1994 гг. мы склонны объяснить хорошим ростом в течение

первого года жизни в море. Но дальнейшего роста плодовитости не произошло, хотя последующие годы характеризовались достаточно высокими приростами у кижуча в период морского нагула (Зорбиди, 2010а).

Надо полагать, что при таком депрессивном состоянии большерецкого стада кижуча, в котором оно находилось в течение длительного времени, определенную роль играют рост молоди в пресной воде и зависимый от него уровень потенциальной плодовитости. Именно с 1988–1989 гг. (годы возврата) начали снижаться размеры скатывающихся годовиков, примерно в это же время появилась тенденция к снижению темпа роста и у двухгодовиков кижуча р. Большая, наиболее ярко обозначившаяся с 1994 г., что, возможно, повлекло за собой снижение потенциальной плодовитости и, как следствие, конечной.

Несколько иная динамика АП наблюдается у кижуча р. Камчатка. Снижение ее значений произошло несколько ранее, чем у самок кижуча р. Большая. После достижения в 1983 г. максимальных значений АП плодовитость кижуча р. Камчатка в течение длительного периода с 1984 по 1998 г. в среднем была значительно ниже среднемноголетнего значения и только в четырех случаях превысила этот уровень (рис. 3). За период

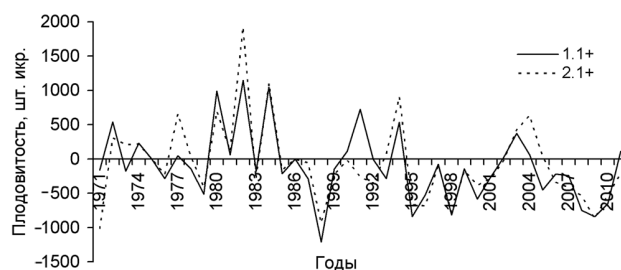


Рис. 2. Динамика плодовитости самок кижуча р. Большая возраста 1.1+ и 2.1+ (отклонение от среднего за 1971–2001 гг., соответственно, 4531 и 4555 шт. икринок)

Таблица 1. Средняя абсолютная плодовитость некоторых стад кижуча*

Реки	Годы		Среднее многолет.	Реки	Годы		Среднее многолет.
	2010	2011			2010	2011	
Хайллоля	5210±155	5461±118	5008±42	Колпакова	4026±102	4276±59	4238±135 2082–5040
Опала	3106±142	3577±0,64	2514–4117	Крутогорова	3926±73	3966±55	4293±94 1743–8192
Кихчик	4036±176	3727±76	4783±115 1309–8480	Ича	4059±148	5025±156	4010±104 3020–6555
Пымта	нет данных	нет данных	4304±135 1992–8127	Хайрюзова	3520±153	3753±181	3783±192 1755–6248
Воровская	4214±88	3925±52	4735±93 2133–7686	Палана	2816±136	3460±101	4137±112 2632–6250

* Под чертой — пределы колебаний

1970–1983 гг. средняя плодовитость самок кижуча р. Камчатка составляла 4768 икринок, а за 1984–1998 гг. — всего 4177 икринок, в последующий период (1999–2007 гг.) возросла до 4656 и вновь снизилась в 2008 г. до минимума — в среднем до 3707 икринок.

При этом достаточно высока вариабельность значений АП в межгодовом аспекте. У особей возраста 1.1+ коэффициент вариации (CV) колеблется от 4,9 до 18,5, у кижуча в возрасте 2.1+ — от 2,1 до 18,1. При снижении абсолютной индивидуальной плодовитости происходит и снижение CV. Так, у самок возраста 1.1+ при средней плодовитости 4481 ± 80 (1970–1989 гг.) CV равен 12,06; при АП до 4256 ± 52 (1990–2007 гг.) коэффициент вариации уменьшился до 8,65. Подобная картина наблюдается и у рыб возрастной группы 2.1+. Когда средняя АП снизилась с 4687 ± 54 (1970–1989 гг.) до 4450 ± 62 (1990–2007 гг.), CV соответственно — с 12,1 до 9,1.

Считается установленным, что с изменением численности нерестовых стад происходят изменения и биологических показателей особей данной популяции, в том числе и абсолютной плодовитости. Для анализа связей использовали данные береговых уловов, которые могут служить, хотя и приближенно, отражением численности подходов. Наши исследования, касающиеся стада кижуча р. Камчатка, не установили достоверной зависимости изменчивости АП от динамики численности, в отличие от стада кижуча р. Большая (рис. 4, 5).

Достаточно высокая степень связи абсолютной плодовитости самок кижуча с динамикой его вылова в бассейне р. Большая проявилась в периоды стабильно низкого состояния стада — 1971–1990 гг. — и в годы его значительного роста (1998–2010), т. е. в те периоды, когда уловы в большей степени отражали действительное состояние стада. Соответственно, коэффициент корреляции (r) равен $-0,68$ и $-0,63$. Объяснить это только фактором плотности, видимо, будет не совсем правильным, поскольку определенные коррективы в формирование конечной плодовитости может вносить характер темпа роста и обеспеченность пищей в пресных водах и прибрежье, обуславливающих потенциальную плодовитость. Средняя плодовитость самок за период низкого уровня запасов 1971–1990 гг. составила 4713 ± 107 икринок, за период повышения его численности — 4260 ± 109 икринок.

Плодовитость и темп роста кижуча некоторых стад Камчатки. Анализ размеров скатывающейся молоди свидетельствует, что этот по-

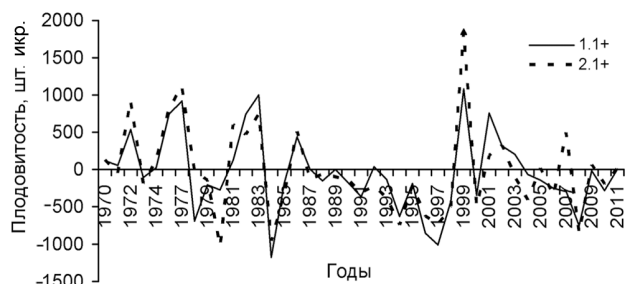


Рис. 3. Динамика плодовитости кижуча р. Камчатка возраста 1.1+ и 2.1+ (отклонение от среднего за 1970–2005 гг., соответственно, 4393 и 4578)

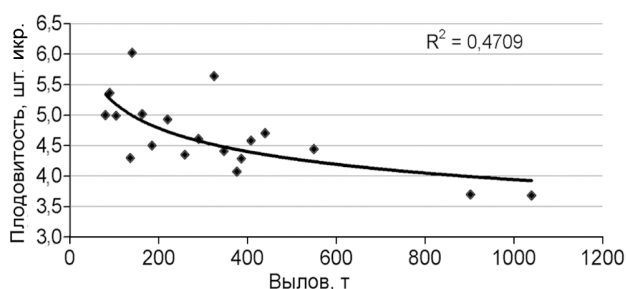


Рис. 4. Связь АП самок кижуча с выловом в бассейне р. Большая в 1971–1990 гг.

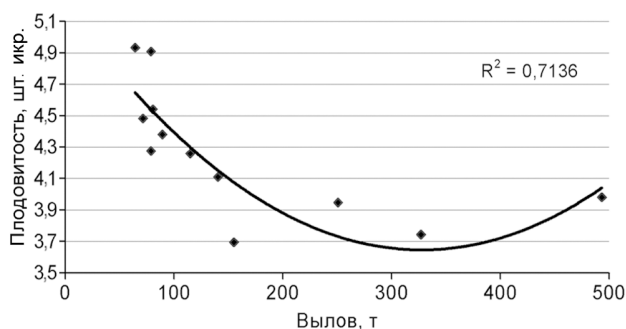


Рис. 5. Связь АП самок кижуча с выловом в бассейне р. Большая (1998–2010 гг.)

казатель роста молоди из года в год не равнозначен. Сравнивая темп роста кижуча по периодам жизни со среднемноголетними данными, можно отметить снижение показателей роста не только скатывающейся молоди, прежде всего годовиков, но и во время нагула в море (табл. 2). Анализ долгопериодной изменчивости размеров скатывающейся молоди, проведенный нами ранее, показал, хотя и недостаточно четкое, снижение их темпа роста. Во всяком случае, длина годовиков с начала 90-х годов уменьшилась с 9,33 см (1960–1990 годы возврата) до 8,0 см (2005–2010 гг.), а двухгодовиков — с 12,6 см до 11,7 см.

Помимо общей направленности в изменении роста молоди кижуча в пресной воде, обращает на себя внимание значительная его вариабельность в

каждом конкретном году. В 2005, 2009 и 2010 гг. (годы возврата), когда длина скатывающихся годовиков не превышала 8,0 см, коэффициент вариации длины достигал 23, в 2006–2008 гг., при увеличении длины годовиков — около 15. Причиной тому служит не только состояние кормовой базы в реке, но и ее уровенный режим в период нагула и ската, обуславливающий доступность кормовых организмов, а также условия во время выхода личинок из гнезд и их подготовленность к внешнему питанию. Значительна разница в приростах тела по четным и нечетным годам, особенно в год миграции на нерест. Так, если приросты тела в четные годы нагула у рыб возраста 1.1+ и 2.1+ в среднем соответственно составляли 16,0 см и 15,7 см, то в нечетные — 21,4 и 21,3 см. Средняя величина абсолютной плодовитости самок кижуча, заходящих в р. Камчатка в июле–августе, в целом также свидетельствует о ее изменчивости по четным и нечетным годам.

Подобная картина наблюдается и при анализе пресноводного и морского роста кижуча из водоемов Западной Камчатки (табл. 3–5). Повсеместно длина скатывающихся годовиков несколько снизилась в сравнении с многолетними значениями, но абсолютная плодовитость не показывает сколько-нибудь значительных изменений по четным и нечетным годам нереста. Скорее свидетельствует о некотором ее снижении в последние годы.

Как показал анализ данных таблиц 2–5, изменчивость величины приростов по четным и нечетным годам свойственна кижучу всех исследуемых популяций, что, скорее всего, вызвано уменьшением либо увеличением численности горбуши. Так, на западном побережье некоторое снижение приростов в первое лето в четные годы (за год до миграции на нерест) могло быть обусловлено возвратом многочисленного поколения горбуши охотоморских стад, когда скатившаяся молодежь кижуча попадает в условия обедненной кормовой базы. В четные годы нерестовых миграций кижуча приросты в море снижаются значительно, поскольку места нагула западнокамчатской горбуши и других охотоморских стад в значительной степени совпадают с таковыми кижуча Камчатки. На восточном побережье, возможно, на темп роста за год до нерестовых миграций оказывают влияние разные по численности скатывающиеся поколения восточнокамчатской горбуши. В четные годы он скатывается вслед за многочисленными поколениями горбуши, выедающими планктон. В нечетные годы за год до нерестовых миграций приросты тела кижуча увеличиваются. Подобное отмечалось нами ранее у старшевозрастных особей р. Камчатка (Зорбиди, 2010а). В таблице 6 представлены данные о величине приростов кижуча возраста 1.1+ (над чертой) и 2.1+

Таблица 2. Приросты длины (см) кижуча бассейна р. Камчатка

Годы возврата	Речной год	Морской год	Год миграции	Два речных года	Морской год	Год миграции	N*, экз.	Плод. август	
	Возраст 1.1+			Возраст 2.1+				1.1+	2.1+
2005	7,98±0,32	28,4±0,70	21,7±0,80	12,4±0,31	27,1±0,52	21,0±0,70	59	4201	4066
2006	8,71±0,48	31,4±0,58	16,5±0,70	11,4±0,30	29,2±0,48	16,5±0,56	60	4181	4198
2007	8,27±0,25	30,5±0,60	21,8±0,77	11,6±0,30	30,1±0,52	22,3±0,85	51	4200	5078
2008	8,11±0,31	29,8±0,85	16,4±0,76	11,8±0,33	29,4±0,77	15,7±0,70	56	3524	3646
2009	7,70±0,44	28,8±0,73	20,6±0,83	11,3±0,30	27,0±0,44	20,6±0,64	55	4358	4300
2010	7,61±0,27	33,8±0,52	15,0±0,81	11,7±0,24	30,8±0,57	14,9±0,70	69	4075	4261
Среднее	8,01	30,5	18,6	11,7	28,9	18,5	350	4073	4258
1960–2002	9,21	30,6	20,7	12,5	29,8	19,8		4400	4602
Четные годы нагула	8,14±0,34	29,2±0,65	16,0±0,70	11,6±0,30	28,1±0,38	15,7±0,60		3927	4035
Нечетные годы нагула	7,98±0,35	31,7±0,48	21,4±0,77	11,8±0,25	29,8±0,44	21,3±0,56		4220	4481

*N — здесь и далее количество материала

в первое морское лето (без зимнего роста) за год до возврата.

Матьюс и Исида (1989), Огура и др. (1991), изучавшие рост и состав пищи кижуча в океане к северу от 44° с. ш., отмечают сходство в питании горбуши и кижуча. Так что пищевая конкуренция в какой-то мере существует между этими видами, и зависимость роста от межвидовой плотности может иметь место и играть важную роль для кижуча. Хотя этот вид, как известно, обладает достаточно высокой пищевой пластичностью, но переход на другие, менее ценные корма может повлечь за собой снижение качественных показателей. Как считает Н.В. Кловач (2003), плотностные зависимости начинают действовать обычно со второго года жизни в море.

Судя по материалам таблиц 2–5, можно полагать, что ускоренный рост в течение всего первого морского года способствует формированию более высокой абсолютной плодовитости; снижение темпа роста до уровня среднего многолетнего значения или меньше — низкой. Более четко это проявляется у кижуча р. Камчатка. Кроме того, тенденция к снижению роста в период жизни в пресной воде и в год миграции с 2005 г. повлекла за собой и снижение АП у рыб практически всех нерестовых стад.

Сравнение характера роста рыб в разные периоды жизни (пресноводный, морской) и величины

абсолютной индивидуальной плодовитости показывает, что они в определенной степени взаимосвязаны. Считается (Иванков, 2001), что улучшение роста в пресных водах способствует увеличению потенциальной плодовитости, характер роста в море — конечной плодовитости самок, хотя коэффициенты корреляции между этими показателями часто бывают невысокими, а связь не всегда прямой. Однако взаимные изменения абсолютной плодовитости относительно длины тела скатывающейся молоди характеризуются более сложной зависимостью и не всегда проявляются достаточно четко. Это обусловлено разной скоростью резорбции овоцитов у молоди в пресноводный период жизни, вызванной условиями существования (трофические), а также наличием разных зкоформ (речные, озерно-речные, рыбы мелких и крупных водотоков). В результате происходит формирование разной величины потенциальной плодовитости у самок разных экологических групп и различной степени ее связи с ростом. У скатывающихся в годовалом возрасте самок кижуча не обнаружена связь их роста с абсолютной плодовитостью идущих на нерест особей. Возможно, для установления такой зависимости необходим более детальный анализ, поскольку при скате из р. Камчатка, например, годовалая молодь кижуча может долго задерживаться в эстуариях, при низком темпе роста у нее увеличивается резорб-

Таблица 3. Приросты длины (см) кижуча бассейна р. Большая

Годы возврата	Речной год	Морской год	Год миграции	Два речных года	Морской год	Год миграции	N*, экз.	Плод. август 1.1+
	Возраст 1.1+			Возраст 2.1+				2.1+
2005	7,18±0,23	29,7±0,63	21,4±0,7	10,1±0,18	27,7±0,45	20,4±0,64	68	<u>3550</u> 4289
2006	7,77±0,30	29,3±0,61	17,5±0,71	10,8±0,18	31,3±0,52	17,2±0,50	72	<u>3880</u> 3920
2007	7,23±0,17	30,1±0,31	21,2±0,46	10,2±0,15	29,1±0,37	20,4±0,45	113	<u>4362</u> 4066
2008	7,39±0,23	29,9±0,57	17,7±0,50	10,8±0,21	30,8±0,54	17,4±0,54	80	<u>3780</u> 4019
2009	7,59±0,26	29,4±0,49	19,7±0,45	10,5±0,17	29,8±0,46	20,0±0,44	79	<u>3737</u> 3646
2010	7,56±0,29	32,4±0,45	16,3±0,62	10,4±0,15	31,3±0,38	15,2±0,43	80	<u>3894</u> 3921
Среднее	7,45	30,1	18,9	10,5	30,2	18,4	492	<u>3867</u> 3977
1960–1990	8,62	29,4	23,3	10,6	29,4	22,5		<u>4805</u> 4975
Четные годы нагула	7,33±0,22	29,7±0,30	17,2±0,50	10,3±0,15	28,9±0,38	16,6±0,40		<u>3851</u> 3953
Нечетные годы нагула	7,57±0,26	30,5±0,31	20,8±0,46	10,7±0,10	31,1±0,42	20,3±0,42		<u>3883</u> 4000

ция ооцитов и снижается конечная плодовитость при определенных условиях нагула в море. Кроме того, по характеру роста среди годовиков существует, как минимум, 2–3 группы — с замедленным ростом и быстрорастущие, что приводит к формированию разной потенциальной плодовитости у них и, в конечном счете, при анализе осредненных показателей, приводит к отсутствию связи с ростом. У двухгодовалой молоди она проявляется хотя и не каждый год, но, тем не менее, коэффициенты корреляции достаточно высокие (рис. 6, 7). Коэффициент корреляции между АП и длиной скатывающихся двухгодовалых р. Камчатка равен 0,62; р. Хайрюзова — 0,64.

У кижуча связь плодовитости и темпа роста носит, видимо, несколько иной характер, чем, например, у нерки или горбуши, у которых формирование конечной плодовитости происходит либо во 2–3 год жизни в море, либо в год миграции на нерест.

Для кижуча всех исследованных в данной работе популяций характерна высокая степень зависимости АП самок от их роста в течение первого и второго морских лета. Коэффициент корреляции между этими характеристиками у особей р. Хайрюзова равен 0,50–0,56, р. Воровская — 0,75, выше 0,60 — в стадах кижуча рр. Камчатка и Большая. Кроме того, для некоторых стад кижуча, особенно на западном побережье Камчатки, определяющим в формировании АП является и рост в течение всего морского периода жизни. Высокая степень связи между этими характеристиками обнаружилась у самок кижуча р. Хайрюзова в 2009 г. (коэффициент корреляции равен 0,727) и р. Большая (0,65) (рис. 8).

Плодовитость и структура чешуи кижуча. Ранее проведенные нами исследования (Зорбиди, 2010а) приростов в море и, соответственно, длины и массы тела показали повышение абсолютной

Таблица 4. Приросты длины (см) кижуча бассейна р. Хайрюзова

Годы возврата	Речной год	Морской год	Год миграции	Два речных года	Морской год	Год миграции	N*, экз.	Плод. август 1.1+ 2.1+
	Возраст 1.1+			Возраст 2.1+				
2008	7,97±0,26	29,6±0,91	17,6±0,65	9,83±0,22	30,3±0,50	17,5±0,66	59	<u>3924</u> 4086
2009	7,77±0,23	30,7±0,58	19,0±0,51	10,1±0,27	28,8±0,71	18,4±0,61	76	<u>3643</u> 3832
2010	7,90±0,39	31,5±0,63	17,3±0,82	10,0±0,22	31,4±0,47	15,1±0,39	78	<u>3654</u> 3643
Среднее	7,88	30,6	18,0	9,97	30,2	17,0	213	<u>3740</u>
Среднее многолет.	8,25	34,1	19	10,8	34,1	19,8		3854

Таблица 5. Приросты длины (см) кижуча бассейна р. Воровская

Годы возврата	Речной год	Морской год	Год миграции	Два речных года	Морской год	Год миграции	N*, экз.	Плод. август 1.1+ 2.1+
	Возраст 1.1+			Возраст 2.1+				
2008	7,78±0,28	35,8±1,0	18,6±0,73	10,3±0,28	33,4±0,77	18,5±0,61	59	<u>4836</u> 4732
2009	6,82±0,21	32,2±0,43	21,4±0,55	9,80±0,20	30,6±0,40	20,7±0,47	124	<u>4243</u> 4310
2010	7,04±0,26	34,4±0,64	15,0±0,61	10,2±0,26	33,6±0,45	14,4±0,54	65	<u>3710</u> 3973
Среднее	7,21	34,1	18,3	10,1	32,5	17,8	248	<u>4263</u>
Среднее многолет.	7,58	33,0	21,9	10,1	32,5	22,1		4338

Таблица 6. Величина приростов кижуча возраста 1.1+ (над чертой) и 2.1+ (под чертой) в первое морское лето

1995	1996	1997	1998	1999	2000
–	<u>24,3±0,44</u>	<u>25,3±0,53</u>	<u>21,4±0,58</u>	<u>25,5±0,60</u>	<u>20,2±0,67</u>
<u>23,2±0,48</u>	22,7±0,80	25,9±0,52	21,7±0,60	26,3±0,52	22,2±0,55

плодовитости самок относительно средней многолетней величины в некоторых юго-восточных стадах. Например, в стаде р. Паратунка плодовитость самок возраста 1.1+ и 2.1+ на протяжении последних лет с 2001 г. выше среднеемноголетнего показателя, особенно в 2001 и 2005 гг., когда нерестовали более крупные производители. Подобное

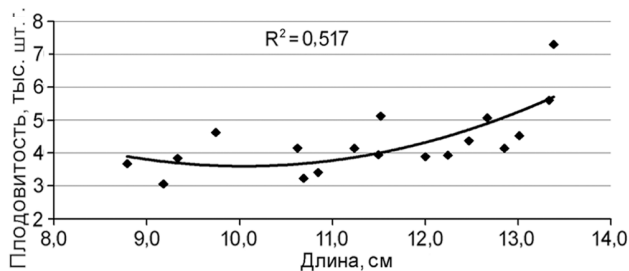


Рис. 6. Зависимость между АП и длиной (см) двухгодовиков кижуча р. Камчатка

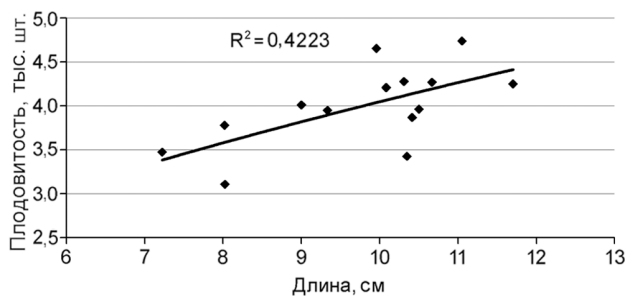


Рис. 7. Связь абсолютной плодовитости и длины двухгодовиков кижуча р. Хайрюзова

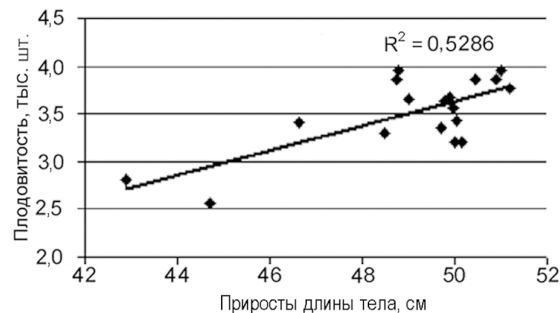
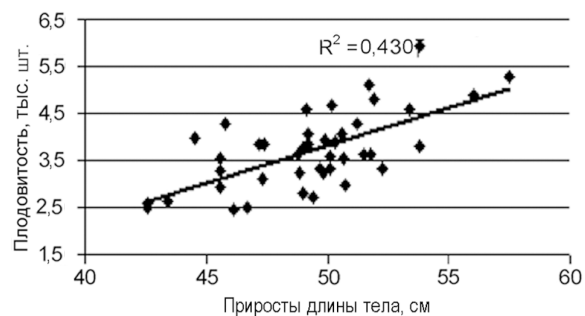


Рис. 8. Связь АП и приростов длины тела самок кижуча в течение морского периода жизни (вверху — р. Большая, внизу — р. Хайрюзова)

наблюдалось и у самок возрастной группы 2.1+ р. Авача. Причем в этих стадах проявляется достаточно тесная связь плодовитости и массы тела самок, которая в силу каких-то причин нарушилась после 2002 г. у кижуча р. Паратунка (до 2003 г., $r = 0,77$, $P < 0,01$). Следует отметить, что высокая степень связи между этими характеристиками (плодовитостью и массой тела) отмечена на протяжении всего периода исследований, с 1987 по 2007 гг., в популяции р. Авача. Достаточно высокая связь плодовитости и массы тела наблюдалась и у кижуча р. Хайлюля до 1992 г. — коэффициент корреляции составлял 0,80. В последующие годы теснота связи значительно снизилась, хотя в целом отмечалась тенденция роста и АП (с 1997 г.), и средней массы тела. На западном побережье также были отмечены высокие коэффициенты корреляции между длиной одноразмерных самок и плодовитостью. При этом разброс точек в отдельные годы бывает значительным. Поскольку длина и темп роста в определенной степени коррелируют с радиусом чешуи, естественно, должна проявляться и взаимосвязь между АП и параметрами чешуи (рис. 9, 10).

Следует отметить, что в разных популяциях радиус чешуи несколько отличается даже при одинаковых размерах особей. Это, скорее всего, популяционная особенность, поэтому ежегодно подобная взаимосвязь может и не проявляться, тем более у рыб разных поколений. То же можно сказать и о соотношении «плодовитость – количество

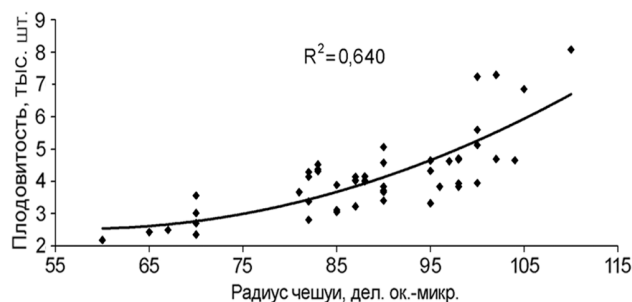


Рис. 9. Плодовитость самок р. Камчатка и радиус чешуи

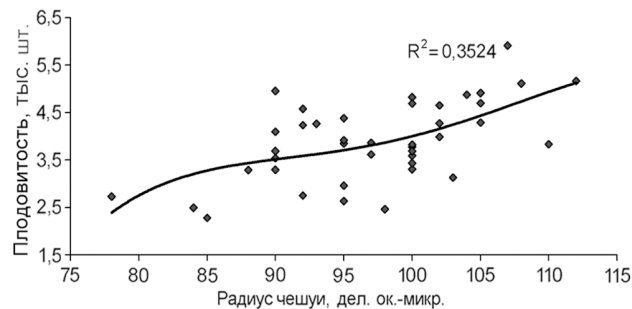


Рис. 10. Плодовитость самок р. Большая и радиус чешуи

склеритов на чешуе». Число склеритов в каждой зоне роста и общее их количество — это параметры, которые также в целом характерны для той или иной популяции. Безусловно, их число в той или иной мере зависит от роста рыб в пресной воде и в море. Однако каких-либо значительных колебаний, особенно при подсчете морских склеритов, не обнаруживается. Но при увеличении темпа роста в год нерестовой миграции могут увеличиваться межсклеритные расстояния, в какой-то мере количество морских склеритов в данный отрезок времени и, как следствие, радиус чешуи (табл. 7). Во всяком случае, высокий темп роста в море (нечетные годы возврата, табл. 2–5) способствует формированию более крупной чешуи. В четные годы миграций на нерест, как правило, радиус чешуи кижуча р. Камчатка обеих возрастных групп меньше, чем в нечетные годы. У кижуча р. Большая нет такой ясности в изменении величины радиуса чешуи, хотя в старшей возрастной группе подобная тенденция прослеживается.

Строгой зависимости между средними значениями длины одновозрастных рыб и числом склеритов на чешуе обычно нет. Тем не менее меньшей длине часто соответствует и меньшее количество склеритов, хотя такая связь проявляется не каждый год в одной и той же популяции. Как уже отмечалось, количество склеритов — величина индивидуальная для каждой популяции, но в целом не выходит за рамки общего показателя, свойственного данному виду. Так, у кижуча р. Камчатка общее количество склеритов независимо от возраста колеблется в пределах 45–74, у рыб р. Большая — 43–74, в том числе морских склеритов, соответственно, 31–53 и 34–55. Несмотря на это, в отдельные годы между плодовитостью самок кижуча р. Большая и количеством склери-

тов на чешуе связь более тесная ($r=0,67$), чем с радиусом чешуи (рис. 11).

Главным фактором, влияющим на скорость роста рыб и определяющим формирование АП, является пищевая обеспеченность. Оценкой ее могут служить не только плодовитость, но и другие показатели, характеризующие воспроизводительную способность стада — упитанность и зрелость рыб. Обычно резкое возрастание показателя изменчивости упитанности — коэффициентов вариации — наряду с сокращением темпа роста в год миграции (четные годы) свидетельствует об ухудшении трофических условий в море, обуславливающих снижение упитанности рыб. По результатам исследований, приведенных в данной работе, средний коэффициент упитанности самок старшего возраста 2.1+ в нечетные годы миграции на нерест, когда увеличивается прирост тела рыб, составляет $1,41 \pm 0,02$, при снижении темпа роста (в четные годы миграции) $1,30 \pm 0,02$. Относительно самцов такая закономерность не прослеживается.

Что касается зрелости особей в популяциях, которая также определенным образом зависит от питания и роста рыб, то и в этом случае определяющими являются условия в год миграции произ-

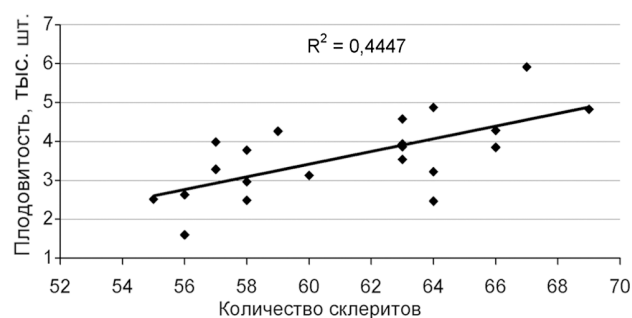


Рис. 11. Плодовитость самок и количество склеритов на чешуе кижуча р. Большая

Таблица 7. Радиус чешуи кижуча некоторых стад Камчатки*

Годы возврата	Р. Камчатка	Р. Большая	Р. Хайрюзова	Р. Воровская
	Радиус чешуи, дел. окуляр-микрометра			
2005	$91,0 \pm 2,6$	$94,8 \pm 2,64$	Нет данных	Нет данных
	$95 \pm 1,66$	$97,1 \pm 1,82$		
2006	$86,8 \pm 1,78$	$89,0 \pm 2,8$	— « —	— « —
	$89,5 \pm 1,79$	$97,0 \pm 1,71$		
2007	$91,1 \pm 1,95$	$95,0 \pm 1,40$	— « —	— « —
	$98,4 \pm 1,79$	$99,0 \pm 1,25$		
2008	$78,8 \pm 2,80$	$96,0 \pm 1,30$	$76,0 \pm 1,90$	$89,8 \pm 2,30$
	$84,6 \pm 1,56$	$98,8 \pm 1,29$	$83,0 \pm 1,60$	$101 \pm 1,93$
2009	$90,1 \pm 1,48$	$93,0 \pm 1,55$	$87,0 \pm 1,60$	$98,5 \pm 1,70$
	$91,1 \pm 1,55$	$101,4 \pm 1,22$	$89,0 \pm 2,00$	$98,3 \pm 1,53$
2010	$85,8 \pm 1,89$	$95,0 \pm 1,20$	$84,0 \pm 1,80$	$93,8 \pm 1,64$
	$88,8 \pm 1,54$	$95,9 \pm 1,21$	$88,0 \pm 1,30$	$100 \pm 2,00$

* Над чертой — кижуч в возрасте 1.1+, под чертой — 2.1+

водителей на нерест. В четные годы нагула, когда темп роста кижуча снижается (табл. 2), уменьшаются и коэффициенты зрелости самцов и самок обоих возрастов. В меньшей степени это проявляется опять же у самцов. Так, коэффициент зрелости самок возраста 1.1+ и 2.1+ в четные годы возврата поколений (2006, 2008, 2010) равен $9,49 \pm 0,35$ и $10,0 \pm 0,30$; в нечетные — соответственно, $11,09 \pm 0,22$ и $11,04 \pm 0,25$.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследования позволили установить значительные колебания индивидуальной абсолютной плодовитости кижуча из разных районов его воспроизводства на Камчатке.

Пределы колебания абсолютной плодовитости значительны у кижуча южных популяций и таких крупных водотоков как р. Камчатка (1100–13 000 икринок) и р. Большая (1235–10 815), в отличие от северных — рр. Ича (3020–6555), Хайрюзова (1755–6248), Палана (2632–6250). В большинстве рек западного и восточного побережий в 2011 г. отмечается увеличение абсолютной плодовитости самок, хотя ее величина часто не достигает уровня многолетних значений.

При сравнении данных береговых уловов и плодовитости кижуча р. Большая обнаруживается тенденция увеличения плодовитости самок при низкой численности, и наоборот ($r = -0,68$). Для кижуча р. Камчатка подобная связь не обнаружена.

Анализ темпа роста кижуча в течение 2005–2010 гг. показал идентичность в характере изменчивости величины приростов у особей стад восточного и западного побережий Камчатки по четным и нечетным годам. В нечетные годы миграций кижуча в реки приросты его тела выше, чем в четные. За год до нерестовых миграций картина обратная и свойственна также всем исследуемым популяциям. Четко обозначенные изменения в характере роста кижуча в морской период жизни могут быть обусловлены влиянием параллельных поколений горбуши камчатских и охотоморских стад.

В целом за последние шесть лет темп роста кижуча в пресноводный и морской периоды жизни снизился по сравнению с периодом 1960–2002 гг. Рост молоди в пресной воде обуславливает только потенциальную плодовитость самок кижуча. Зависимость плодовитости от роста покатоков проявляется не каждый год и, преимущественно, от размеров скатывающихся двухгодовиков, при условии хорошего их роста в год миграции на нерест. Обнаруживается она практически во всех

популяциях, но коэффициенты корреляции в большинстве случаев в стадах на западном побережье невысоки. В то же время коэффициент корреляции между АП и длиной скатывающихся двухгодовиков р. Камчатка равен 0,62; р. Хайрюзова — 0,64.

Конечная же плодовитость зависит от ряда факторов, влияющих на характер роста рыб в течение морского периода жизни и определяющих формирование абсолютной индивидуальной плодовитости. Чем выше темп роста рыб одного возраста в море, тем, при прочих равных условиях, выше их плодовитость. Причем в некоторых случаях определяющее влияние на формирование АП оказывают условия нагула рыб в течение одного морского года перед нерестовыми миграциями, в других — характер роста особей в течение первого и второго морских лета, непосредственно предшествующих нерестовому ходу. Коэффициенты корреляции практически во всех случаях колеблются в пределах 0,57–0,75 (р. Воровская).

Поскольку характер роста рыб отражается на структуре чешуи, взаимосвязь «АП и радиус чешуи», «АП и количество склеритов» достаточно высока для кижуча рек Камчатка (0,77) и Большая (0,59).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Грачев Л.Е. 1968. Некоторые данные о плодовитости тихоокеанских лососей // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 64. С. 43–51.
- Гриценко О.Ф. 2002. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: ВНИРО, 248 с.
- Зорбиди Ж.Х. 2010а. Кижуч азиатских стад. Петропавловск-Камчатский: КамчатНИРО, 306 с.
- Зорбиди Ж.Х. 2010б. Многолетние тенденции в изменении численности нерестовых подходов и структуры стад камчатского кижуча // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана: Сб. науч. тр. Камчат. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Вып. 16. С. 68–83.
- Иванков В.Н. 2001. Репродуктивная биология рыб. Владивосток: Дальневост. ун-т, 224 с.
- Каев А.М. 2003. Особенности воспроизводства кеты, в связи с ее размерно-возрастной структурой. Ю.-Сахалинск: СахНИРО, 288 с.
- Кловач Н.В. 2003. Экологические последствия крупномасштабного разведения кеты. М.: ВНИРО, 164 с.

- Николаева Е.Т.* 1974. О плодовитости камчатской кеты // Изв. Тихоокеан. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии. Т. 90. С. 144–172.
- Рослый Ю.С.* 2002. Динамика популяций и воспроизводство тихоокеанских лососей в бассейне р. Амур. Хабаровск: Хабар. кн. изд-во, 208 с.
- Таболин А.П., Марченко С.Л.* 2001. Состояние запасов и биология кижуча *Oncorhynchus kisutch* материкового побережья Охотского моря // Состояние и перспективы рыбохозяйственных исследований в бассейне северной части Охотского моря. Сб. науч. тр. Магадан: МагаданНИРО. Вып. 1. С. 159–166.
- Черешнев И.А., Агапов А.С.* 1992. Новые данные по биологии малоизученных популяций и видов тихоокеанских лососей северо-востока Азии // Популяционная биология лососей северо-востока Азии. Владивосток: ДВО РАН СССР. С. 5–41.
- Штундюк Ю.В.* 1983. К изучению плодовитости кеты р. Анадырь // Сб. «Морфология, структура популяций и проблемы рационального использования лососевидных рыб»: Тез. коорд. совещ. по лососевидным рыбам. Л.: Наука. С. 246–248.
- Mathews S.B., Ishida Y.* 1989. Survival, ocean growth, and ocean distribution of differentially timed releases of hatchery coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) // J. of Fish. and Aquatic Sciences. Canada. V. 46. № 7. P. 1216–1226.
- Ogura M., Ishida Y., Ito S.* 1991. Growth variation of coho salmon *Oncorhynchus kisutch* in the Western North Pacific // National Research Institute of Far Seas Fisheries. V. 57 (6). P. 1089–1093.
- Rounsefell G.A.* 1957. Fecundity of North American Salmonidae // Fish. Bull. Fish Wildl. Serv. № 57. P. 449–468.
- Wickett W.P.* 1951. The coho salmon population of Nile Creek // Fish. Res. Board Can. Prog. Rep. Pac. Coast Stn. № 89. P. 88–89.