

УДК 597.553.2.574.3

ТЕМПОРАЛЬНАЯ СТРУКТУРА И НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ДИНАМИКИ СТАДА ГОРБУШИ *ONCORHYNCHUS GORBUSCHA* (SALMONIDAE)

© 2012 г. А. М. Каев

Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии – СахНИРО, Южно-Сахалинск

E-mail: kaev@sakhniro.ru

Поступила в редакцию 22.03.2011 г.

На примере горбуши *Oncorhynchus gorbuscha*, размножающейся в реках побережья зал. Анива (южная часть о-ва Сахалин) и о-ва Итуруп (южные Курильские о-ва) дана характеристика её ранней и поздней форм. Подход поздней горбуши характеризуется появлением крупных рыб, особенно самцов, и увеличением их доли в уловах. Самки разных форм могут различаться (о-в Итуруп) или не различаться (зал. Анива) по абсолютной плодовитости, но в обоих районах самки поздней формы характеризуются меньшей величиной относительной плодовитости. Продуцирование большего количества икринок самками ранней формы отражает более высокий уровень её смертности: численность ранней группировки в среднем ниже и значительно изменяется по годам. Соотношение численности горбуши разных темпоральных группировок определяется преимущественно условиями воспроизводства в пресноводном цикле. В многолетних трендах размерного состава отмечено изменение соотношения между длиной тела самцов и самок: при ухудшении условий нагула (замедление роста) самки становятся относительно крупнее. Эта особенность, учитывая положительную связь между длиной тела и плодовитостью самок, рассматривается как ответная реакция популяции, позволяющая поддерживать воспроизводство при ухудшении условий нагула.

Ключевые слова: горбуша, ранняя и поздняя форма, длина тела, абсолютная и относительная плодовитость, численность.

Сахалино-Курильский регион – крупнейший по запасам горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* на Дальнем Востоке России. Для этого региона характерна высокая пространственная изменчивость уловов, обусловленная локальной спецификой условий воспроизводства в пределах его территории. Исторически сложилось подразделение Сахалино-Курильского региона на отдельные районы: юго-западное, северо-западное, северо-восточное и юго-восточное побережье, заливы Анива и Терпения о-ва Сахалин, а также в пределах южных Курильских о-вов – на о-в Итуруп и о-в Кунашир. Наличие между отдельными районами воспроизводства на Сахалине выступающих мысов, на которых нет рек, пригодных для нереста лососей, или широких проливов между о-вами Итуруп и Кунашир способствует географической изоляции популяций (Гриценко, 1990). В процессе изучения горбуши в этих районах ихтиологами были выделены также её отдельные группировки по срокам нерестового хода. При построении иерархических моделей горбуши темпоральным группировкам отводился более высокий ранг, чем локальным. Иванков (1967, 1986) подразделял горбушу на этом уровне дифференциации на расы, другие исследователи считали их либо япономорской и тихоокеанской по-

пуляциями (Ефанов, Хоревин, 1978; Ефанов, 1989), либо популяциями 2-го ранга, в частности, япономорской, охотоморской летней и охотоморской осенней применительно к рассматриваемому нами региону (Гриценко, 1981). Несмотря на отрицание некоторыми исследователями связи морфологической дифференциации горбуши с какой-либо пространственной или временной структурированностью вида, наличие темпоральных группировок всё же признаётся, даже если они рассматриваются как эпигенетические (Глубоковский, Животовский, 1986; Глубоковский, 1995; Карпенко, 1995).

Основу уловов горбуши на восточном Сахалине и южных Курильских о-вах составляют рыбы двух темпоральных форм – ранней и поздней по срокам нереста. Они ассоциируются с двумя “волнами”, наблюдаемыми в миграционном потоке рыб этого вида через прикурильские воды Тихого океана в направлении Охотского моря (Каев, 2002). Наиболее многочисленной и в то же время хорошо изученной является горбуша о-ва Итуруп и южной части Сахалина (юго-восточное побережье и зал. Анива). Горбуша юго-восточного побережья Сахалина неоднородна по срокам подходов. Так, в его северной части больше представлена ранняя, а в южной части – позд-

няя форма (Руднев, 2007). Поскольку в некоторые годы изучение проводили только в южной или северной части этого побережья, мы не всегда можем судить о соотношении разных форм в подходах горбуши к данному району в целом в том или ином году. В то же время проведению такого анализа в зал. Анива и на о-ве Итуруп способствует сосредоточение районов воспроизводства обеих временных форм, что и определило выбор горбуши этих районов для изучения вопросов временной структурированности.

В сообщении приводятся результаты изучения биологических особенностей ранней и поздней форм горбуши и их соотношения в нерестовых подходах в разные годы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Анализ выполнен на материалах, собранных на о-ве Итуруп (1967–2009 гг.) и в зал. Анива (1975–2009 гг.) в ходе мониторинга воспроизводства горбуши. Суммарную численность скатывавшейся с нерестилиц молоди рассчитывали на основе коэффициента ската (число покатников по отношению к численности производителей на нерестилищах контрольных рек) и численности рыб в реках каждого из районов. Количество заводской молоди установлено по статистическим отчётам о выпуске мальков с лососёвых рыбозаводных заводов. Численность возврата горбуши определена как суммарное число рыб, выловленных при разных видах промысла (статистика уловов) и пропущенных в реки на нерест (по результатам визуального подсчёта при пешем обходе в период массового нереста).

Биологические анализы проводили на рыбах из промысловых (ставные невода в море и рыбоучётные заграждения в устьях рек) и исследовательских уловов (закидные невода в реках). Объём выборки составлял обычно 100 особей (без селекции). Биологический анализ включал определение пола, длины по Смитту (AC) и массы тела, а также индивидуальной абсолютной плодовитости (ИАП) у 25–30 самок из пробы. За годы наблюдений в зал. Анива собрано 380 проб (34891 рыб), на о-ве Итуруп – 317 проб (32796 рыб). При этом проведена систематизация и унификация собранных материалов таким образом, чтобы используемые для анализа данные были получены одинаковыми методами во все годы наблюдений. Это относится к определению численности покатной молоди и взрослых рыб, а также к средним значениям длины и массы тела рыб и абсолютной плодовитости самок отдельных поколений (Каев и др., 2004а; Каев et al., 2006). Для изучения динамики подхода рыб к побережью использованы уловы только ставных неводов как пассивных орудий лова. При этом различия в сроках подхода горбуши разных поколений оценивались по да-

там, на которые приходилась половина выловленных рыб. В дополнение к этим ежегодно стандартно получаемым данным проведён анализ материалов для решения следующих задач.

Определение в подходах горбуши соотношения численности рыб ранней и поздней форм. Смену в подходах ранней формы на позднюю тестировали по динамике уловов (спад в период смены форм при их близкой численности либо заметное увеличение или падение уловов при явном доминировании одной из форм), изменениям в соотношении полового состава рыб (увеличение доли самцов при появлении поздней формы) и длины тела (подход поздней формы сопровождается обычно увеличением размеров рыб, особенно самцов). Примерно в половине случаев пригодными для использования были все критерии (рис. 1), но в некоторые годы тестирование проводилось и по одному из них – по динамике уловов. Это было обусловлено как имевшими место погрешностями сбора (большой интервал между датами сбора проб), так и тем, что не во все годы наблюдались явные различия по длине тела между рыбами разных форм, а при выраженной диспропорции в количественном соотношении форм и с учётом частичного наложения сроков их миграции динамика полового состава фактически отражала только ход рыб доминирующей формы.

Для выявления биологических особенностей рыб разных темпоральных форм были проанализированы длина тела рыб по Смитту, абсолютная и относительная индивидуальная плодовитость (ОИП) самок. Для корректного сопоставления данных по длине тела и плодовитости ранней и поздней форм горбуши использованы только пробы, собранные в течение периодов (по 15 сут.), отстоящих на 10 сут. в обоих направлениях от установленной даты смены темпоральных форм. Для изучения соотношения самцов и самок по длине тела использовано среднее значение AC из проб, собранных в середине хода (± 3 сут. от даты достижения половины нарастающего вылова) и в фиксированные даты (± 3 сут. от 15 августа в зал. Анива и от 20 августа – на о-ве Итуруп), когда обычно наблюдаются наибольшие уловы. Оба эти интервала, совпадая в некоторые годы, приходятся на период хода поздней формы горбуши как более многочисленной. Из анализа были исключены поколения горбуши, при возврате которых не брали пробы в течение выбранных временных диапазонов.

Сопоставляя динамику нерестовой и покатной миграций, мы исходили из того, что временная структурированность нерестового хода горбуши может сказываться на динамике ската молоди (Иванков, 1971; Гриценко и др., 1987). Для сравнительного изучения динамики нерестового хода

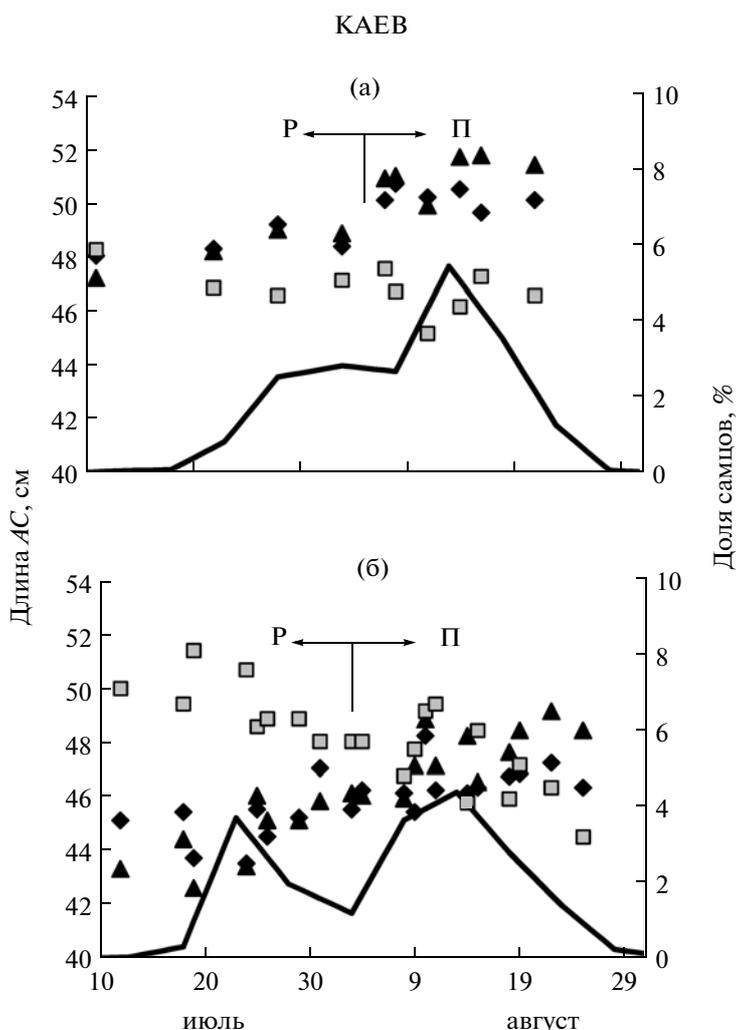


Рис. 1. Динамика уловов, соотношения полов (доли самцов) и длины (АС) горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в зал. Анива в 2004 (а) и 2005 гг. (б): (▲) – АС самцов, (◆) – АС самок, (◻) – доля самцов, %; (—) – вылов, %; (↔) – смена ранней (Р) и поздней (Π) форм.

и ската использовали различные методы для их корректного сопоставления (Каев, Ромасенко, 2002; Ким, 2005). В настоящей работе при исследовании горбуши зал. Анива мы применили следующий подход. Расчёт численности молоди, скатывающейся в залив, осуществляли по результатам изучения эффективности нереста горбуши в трёх реках – Кура, Брянка и Шешкевича, характеризующих скат молоди из рек западного, северного и восточного побережья залива, или соответственно с 47.3, 45.9 и 6.8% суммарного фонда нерестилищ в реках района (Каев, Антонов, 2005). Общая для всей совокупности молоди динамика ската рассчитана по рекам Кура и Брянка (наблюдения в р. Шешкевича проводили лишь в некоторые годы) с учётом соотношения численности покатников в реках западного и северного побережья залива. Одной из причин большой изменчивости продолжительности хода горбуши, фиксируемой по уловам ставных неводов, является более раннее начало и позднее окончание про-

мысла в урожайные годы либо более раннее его прекращение при введении запрета на лов при слабых подходах. Чтобы уменьшить влияние случайных отклонений, при анализе динамики исключены дни с уловом менее 0.05% суммарного вылова. Полученные распределения по ежесуточной динамике ската и промысловым уловам приведены к 100% и нормированы (растягивание или сжимание) к периоду, включающему 24 сут. (рис. 2). Затем они сопоставлены путём совмещения фрагментов, включающих по 18 сут. (75%), с наибольшей суммой уловов. После удаления концевых “выбросов” (от 0 до 4.9, в среднем 0.5% значений) распределения вновь приведены к 100% и нормированы к 24 сут. Таким способом сопоставлены динамики ската молоди, последующего возврата горбуши и очередного ската после её нереста.

Статистическая обработка данных выполнена в соответствии с рекомендациями Плохинского (1970). В таблицах и в тексте применены следующие

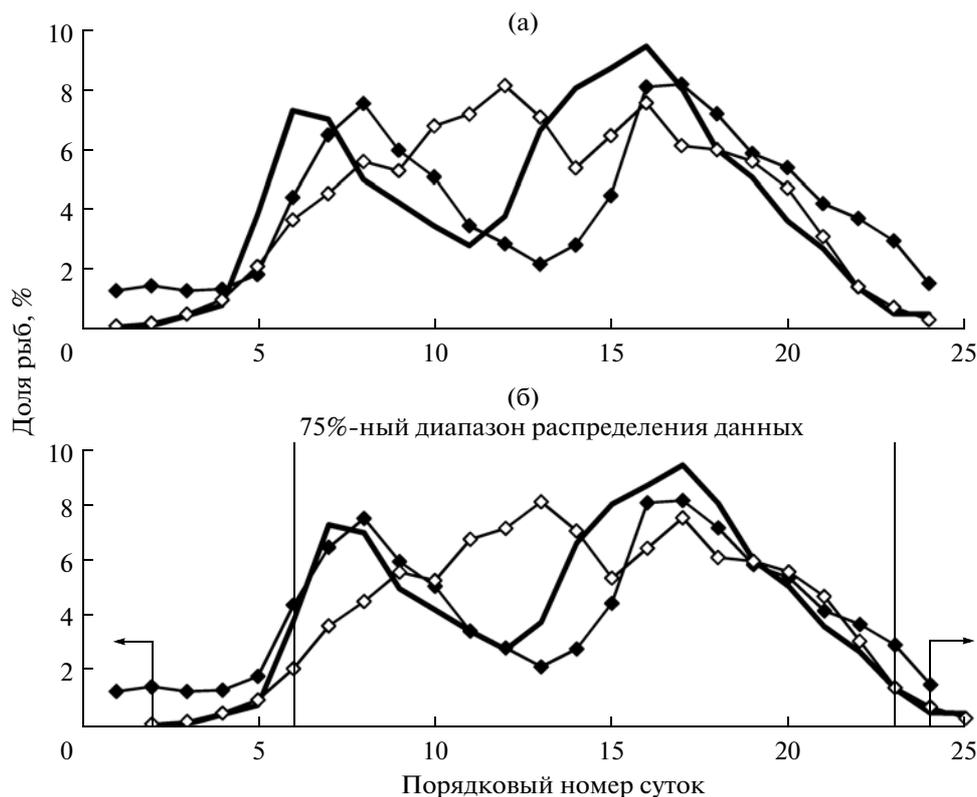


Рис. 2. Совмещение распределений динамики подходов горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и покатной миграции молоди: а – исходные распределения, б – совмещение распределений. (—◆—) – скат в 2004 г., (—) – возврат в 2005 г., (—◇—) – скат в 2006 г., (←) – удаляемые фрагменты распределений (пояснения см. в тексте).

щие символы: *M* – среднее значение, *SD* – стандартное отклонение, *CV* – коэффициент вариации, *r* – коэффициент корреляции, λ – критерий различий между распределениями эмпирических

частот, *p* – уровень значимости нуль-гипотезы, *n* – объём выборки. Достоверность различия между средними значениями выборок оценена по критерию Фишера (*F*).

Средние значения длины (*АС*) рыб, абсолютной (*АИП*) и относительной (*ОИП*) плодовитости самок у ранней и поздней форм горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* за период наблюдений в зал. Анива и на о-ве Итуруп

Показатели	Ранняя форма		Поздняя форма		<i>F</i>
	<i>M</i>	<i>SD</i>	<i>M</i>	<i>SD</i>	
Анива, <i>N</i> = 19 (4.1–7.4–13.0)*					
<i>АС</i> , см	45.0	1.74	48.9	1.89	43.3
	46.6	1.22	48.2	1.25	15.7
АИП, шт.	1456	136	1380	91	4.0
ОИП, шт.	31.2	2.36	28.6	1.46	17.0
Итуруп, <i>N</i> = 32 (4.0–7.1–12.0)*					
<i>АС</i> , см	46.7	1.66	48.6	1.84	17.6
	48.9	1.07	48.8	1.37	0.0
АИП, шт.	1550	102	1417	133	20.4
ОИП, шт.	31.7	1.79	29.0	2.28	28.3

Примечание. Над чертой – самцы, под чертой – самки; *N* – число поколений; * в скобках указаны критические значения преобразованного критерия Фишера для трёх стандартных уровней значимости при данном объёме выборки.

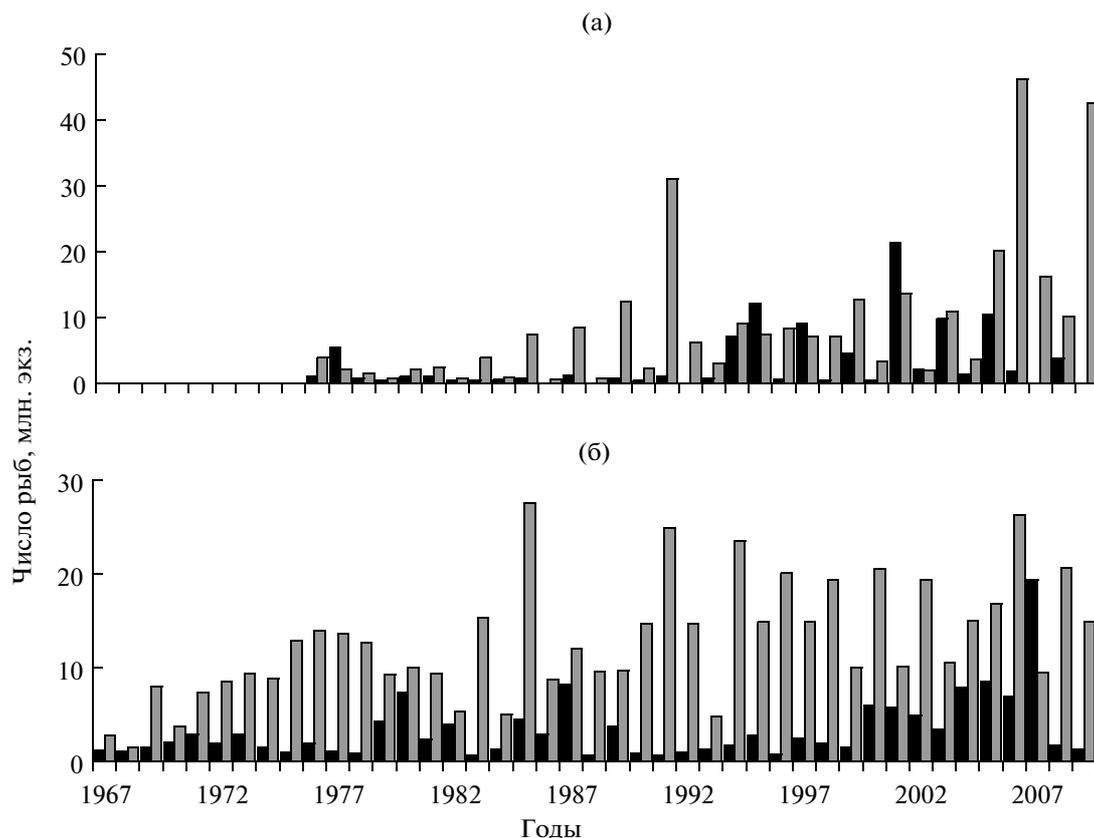


Рис. 3. Количественное соотношение ранней (■) и поздней (□) формы горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в зал. Анива (а) и о-ве Итуруп (б) в разные годы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В зал. Анива в среднем за 34 года наблюдений численность ранней формы горбуши была равной 2869 (от 32 до 21013 в разные годы) тыс. рыб, поздней – 8984 (340–45528) тыс. рыб. На о-ве Итуруп за 43 года наблюдений численность ранней горбуши составила 3166 (508–19376) тыс. рыб, поздней – 12846 (1467–27609) тыс. рыб (рис. 3). То есть в обоих районах доминировала поздняя форма, составляя в возвратах в среднем 75.8% в зал. Анива и 80.2% – на Итурупе. В некоторые годы численность ранней горбуши была выше: на Итурупе – в 2007 г., в зал. Анива – в 1977, 1995, 1997, 2001, 2002 гг. При этом кратность изменения численности дочернего поколения по отношению к родительскому у ранней горбуши была выше. Так, в зал. Анива у ранней горбуши дочернее поколение отличалось по численности от родительского в большую или меньшую сторону в 17.24 раз, а у поздней горбуши только в 2.64 раз, на Итурупе – соответственно в 2.99 и 1.58 раз.

Смена форм в подходах горбуши в зал. Анива происходила в разные годы между 25 июля и 6 августа (в среднем 2 августа), на Итурупе этот процесс протекал позже – между 1 и 26 августа (в среднем 11 августа). Сроки смены связаны с соот-

ношением в подходах численности рыб разных форм, смещаясь на поздние даты с увеличением доли ранней формы. Эта связь была более чётко выражена в зал. Анива ($r = 0.61, p < 0.001, n = 34$) в сравнении с о-вом Итуруп ($r = 0.50, p < 0.001, n = 43$), что связано, видимо, с большей амплитудой изменчивости в соотношении форм у горбуши в зал. Анива.

Из сопоставления динамики покатной миграции молоди и возврата рыб соответствующих поколений можно выяснить, на каком периоде жизненного цикла (морском или пресноводном) закладываются эти изменения. Судя по значениям критерия λ , достоверно различались между собой распределения, характеризующие скат молоди в зал. Анива и последующий возврат рыб в 2004 ($p < 0.05$), 1998, 2009 ($p < 0.01$), 1996, 2001 гг. ($p < 0.001$), а также распределения, характеризующие возврат рыб в 1993 ($p < 0.05$), 1997, 2005 ($p < 0.01$), 1996, 2000, 2002 гг. ($p < 0.001$), и последующий скат молоди. Однако по данному показателю сложно судить о характере изменений, происходящих в изучаемых распределениях (рис. 4). Чтобы их выявить, проведены следующие расчёты. Зная долю ранней горбуши в возвратах поколений, несложно определить условную дату смены

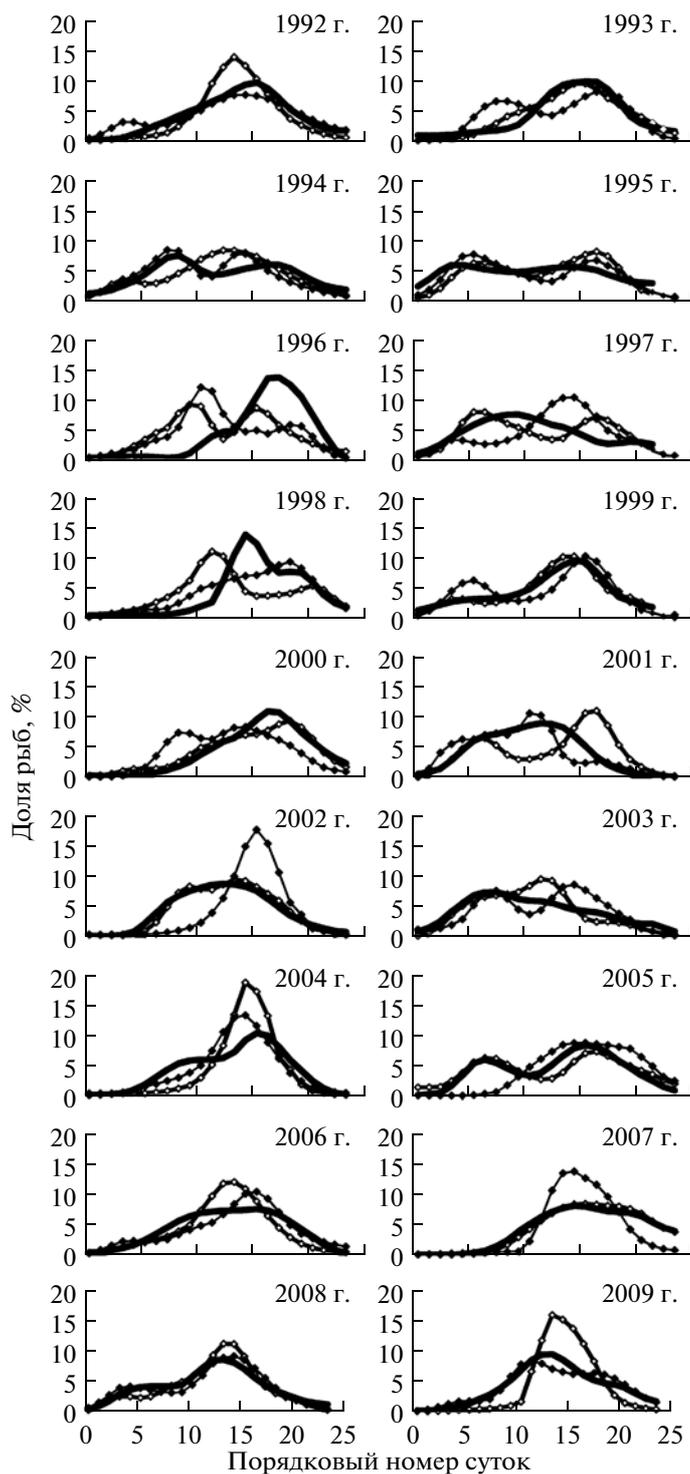


Рис. 4. Динамика ската молоди и возврата производителей горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в зал. Анива в 1992–2009 гг. (указан год возврата родительского поколения): (—◇—) — скат молоди, (—) — возврат этого поколения, (—◆—) — скат молоди дочернего поколения.

темпоральных форм на распределениях, нормированных к 24 сут, и рассчитать сумму значений до этой условной даты в левой части распределе-

ний, характеризующих скат молоди. Разница в сумме таких значений между распределениями ската молоди и последующего возврата произво-

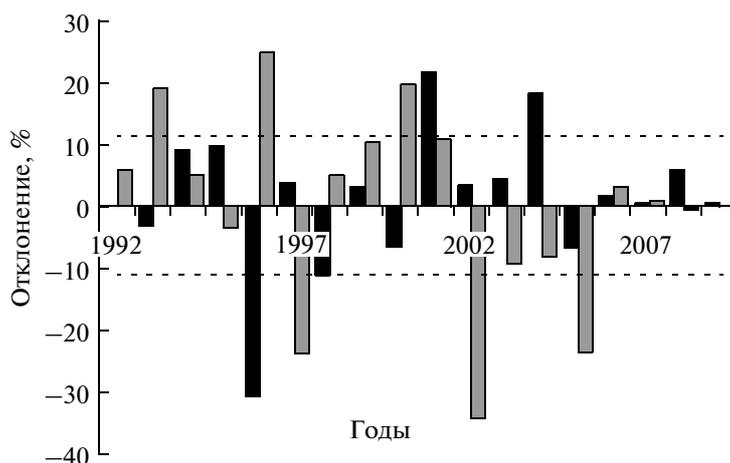


Рис. 5. Изменения в поколениях горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* 1992–2009 гг. (по году возврата родительского поколения) разницы в доле ранних мигрантов при сопоставлении ската молоди с последующим возвратом рыб (■) и затем этого возврата производителей со скатом дочернего поколения (□); (- - -) — границы нормального распределения значений.

дителей показывает, насколько увеличивалась или уменьшалась доля ранних мигрантов в нерестовом потоке в сравнении с таковой у поколения на этапе покатной миграции. Соответственно разница между распределениями возврата и последующего ската молоди дочернего поколения показывает изменения доли ранних мигрантов среди покатников в сравнении с таковой при нерестовой миграции родителей (рис. 5). Отклонения варьируют в пределах от -34.3 до 24.7% ; значения, превышающие $\pm 11.1\%$, находятся за границами нормального распределения. Примечательно, что такие значения получены для пар распределений, достоверность расхождений между которыми определена по критерию λ . Лишь в двух случаях отмечены несовпадения, когда большим значениям критерия λ в паре показателей, отражающих возврат производителей от предшествующего ската молоди, соответствует пороговое (11.1% в 1998 г.) и даже меньшее значение (0.17% в 2009 г.) разницы долей ранних мигрантов. Даже при наличии отмеченных несовпадений изменения значений разницы в долях в абсолютном выражении соответствуют изменениям критерия λ ($r = 0.78$, $p < 0.001$, $n = 36$). Такое соответствие вполне позволяет оценивать расхождения между изучаемыми распределениями по разнице в доле ранних мигрантов. Причём такая оценка в большей мере отвечает задачам исследования. Так, упомянутое расхождение, судя по критерию λ , между динамикой ската молоди и последующего возврата производителей в 2009 г. связано с кратковременным интенсивным скатом основной части молоди. В то же время принципиальных расхождений в конфигурации этих распределений в плане соотношения разных темпоральных форм не наблюдает-

ся (рис. 4), что и подтверждается малым значением разницы долей ранних мигрантов.

Средняя величина разницы для всех сравниваемых пар при сопоставлении ската молоди и последующего возврата производителей составила 7.6% , а при сопоставлении возврата и последующего ската молоди дочернего поколения — 11.5% . Шесть из девяти значений в ранге артефакта также приходятся на сравниваемые пары возврат–скат, т.е. процесс формирования соотношения в поколениях горбуши ранней и поздней форм в большей мере связан с особенностями воспроизводства в пресноводный период жизни. Также обращает на себя внимание то обстоятельство, что наиболее значительные изменения в соотношении долей разных темпоральных форм происходили в течение коротких периодов. Так, при возврате 18 поколений горбуши отмечены девять отклонений в соотношении форм, значения которых выходят за пределы нормального распределения, по три из которых приходятся на возврат поколений в 1996–1997 и в 2000–2002 гг.

Рыбы ранней и поздней формы различаются по биологическим показателям (рис. 6), причём величина различий между средними значениями выборки превышает третий стандартный уровень достоверности (таблица), за исключением АИП у горбуши зал. Анива и АС самок горбуши о-ва Итуруп (различия недостоверны). В обоих районах у ранней формы самки крупнее самцов, а самцы поздней формы значительно крупнее самцов ранней формы. Однако между горбушей из разных районов имеется существенное различие, связанное с соотношением самцов и самок по длине тела. В зал. Анива появление поздней формы сопровождается заметным укрупнением рыб обоих полов, но темп прироста у самцов выше, в резуль-

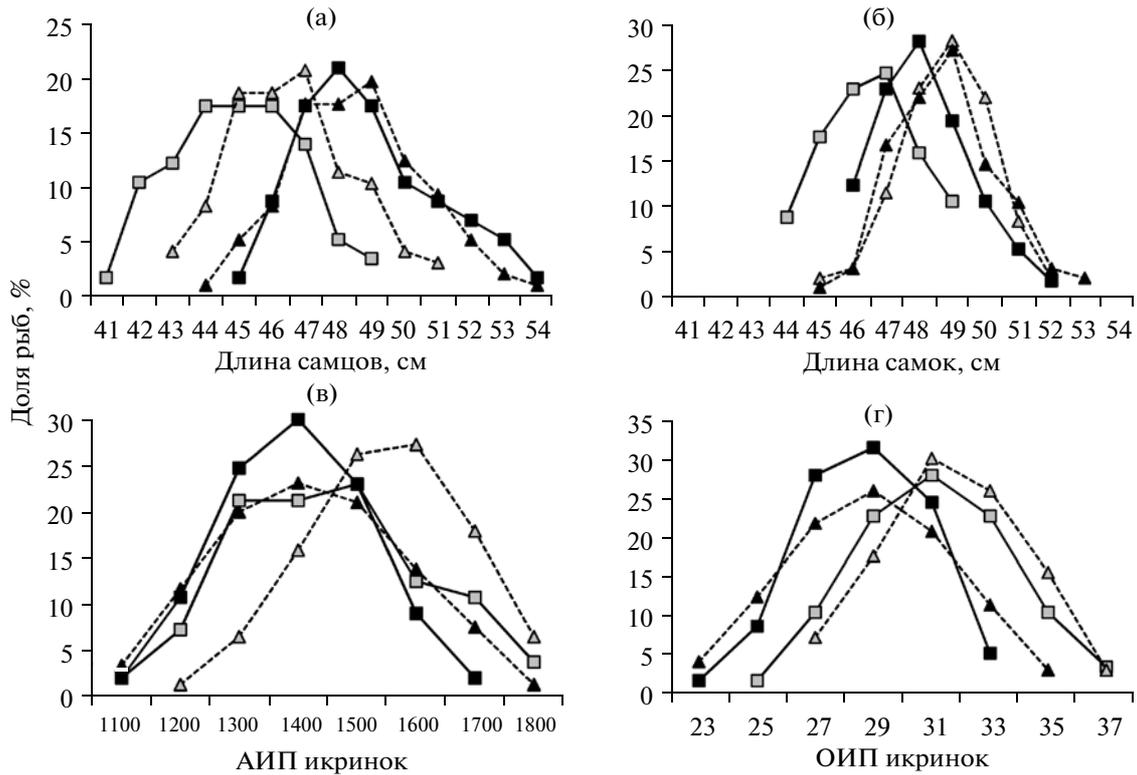


Рис. 6. Распределения длины самцов (а) и самок (б), абсолютной (АИП) (в) и относительной (ОИП) (г) плодовитости у ранней и поздней форм горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в зал. Анива и на о-ве Итуруп, построенные по средним значениям показателей для разных поколений. Ранняя форма: (—■—) — зал. Анива, (- -Δ- -) — о-в Итуруп; поздняя форма: (—▲—) — зал. Анива, (- -▲- -) — о-в Итуруп.

тате чего они становятся в среднем крупнее самок. На Итурупе смена форм сопровождается укрупнением только самцов, однако это не приводит к их большей, чем у самок, длине тела. При одинаковой АС самок ранней и поздней горбуши на Итурупе величина АИП у последних значительно ниже. Уменьшение АИП отмечается и у самок поздней горбуши в зал. Анива, но оно невелико и статистически не подтверждается при данном объёме наблюдений. В обоих районах самки поздней горбуши характеризуются меньшей величиной ОИП.

При анализе проб, отобранных по определённым датам сбора, выяснилось, что межгодовая изменчивость по длине у самцов выше, чем у самок (зал. Анива: $CV_{\text{самцов}} = 3.57\%$, $CV_{\text{самок}} = 2.71\%$, $n = 31$; о-в Итуруп: $CV_{\text{самцов}} = 3.84\%$, $CV_{\text{самок}} = 3.06\%$, $n = 43$). Даже в зал. Анива, где в период хода поздней горбуши самцы в среднем явно крупнее самок, в некоторые годы они были мельче. Для большей наглядности разница по длине тела между самками и самцами выражена в процентах к их средней длине, затем этот показатель сопоставлен со средней длиной тела рыб тех же поколений, установленной в ходе мониторинга путём соотношения значений всех проб с динамикой уловов. В результате для горбуши зал. Ани-

ва ($r = -0.55$, $p < 0.01$, $n = 30$) и Итурупа ($r = -0.52$, $p < 0.001$, $n = 43$) установлена одинаковая тенденция, в соответствии с которой разница по длине тела между рыбами разного пола смещается в пользу самок в поколениях с более медленным ростом в течение морского периода жизни (рис. 7).

Таким образом, при смене сезонных форм горбуши общим для обоих районов является увеличение размеров самцов и уменьшение ОИП самок, однако последнее обусловлено разными причинами. Так, в зал. Анива и в других районах восточного побережья Сахалина (Каев и др., 2004б) подход поздней формы горбуши сопровождается увеличением размеров тела рыб, причём не только самцов, но и самок, правда в несколько меньшей степени, чем самцов, так что расчётная величина ОИП уменьшается в основном за счёт появления более крупных самок, в то время как величина АИП у них снижается незначительно. Из этого можно было бы полагать, что такое изменение ОИП связано не с последовательным ходом сезонных форм, а является отражением более продолжительного периода роста рыб, позже мигрирующих на нерест. На Итурупе увеличения размеров самок при смене сезонных форм обычно не происходит. Длина тела самок остаётся соизмеримой с длиной тела самцов, уве-

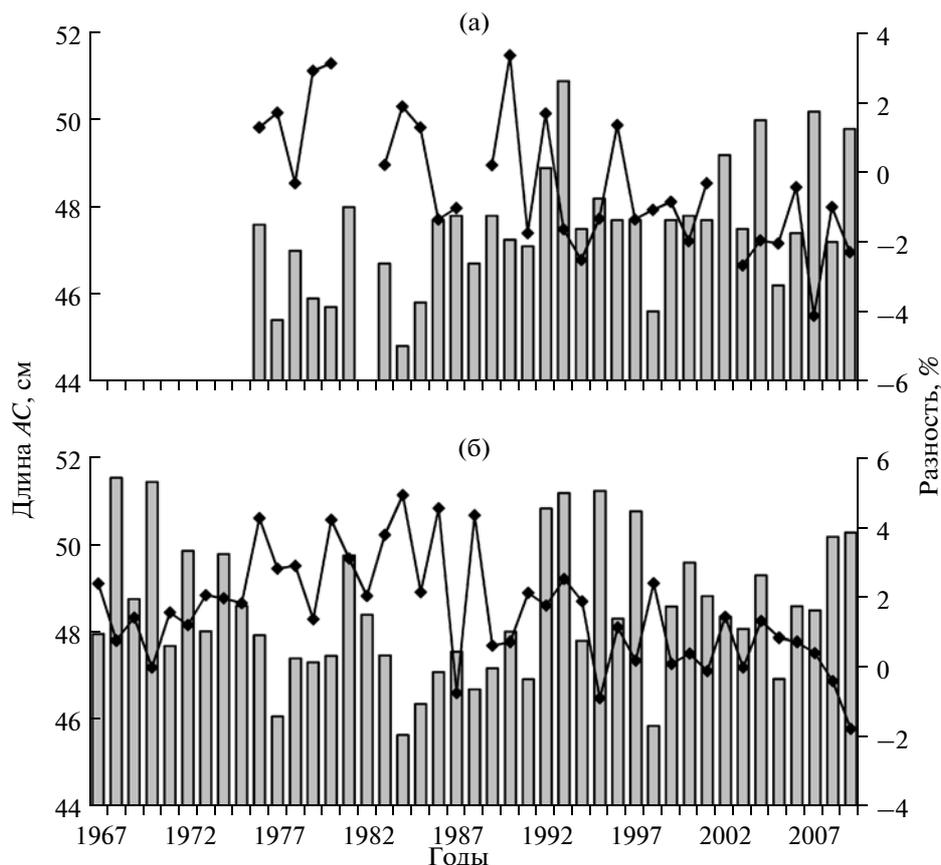


Рис. 7. Межгодовая динамика размеров тела рыб и соотношения по длине тела самцов и самок у горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в зал. Анива (а) и на о-ве Итуруп (б): (■) — средняя длина (АС) рыб в нерестовой части популяции, (—◆—) — разность по длине тела между самцами и самками, % средней АС.

личивающейся в период хода поздней формы. Именно это обстоятельство во второй половине 1960-х гг., когда при низкой численности горбуши была сравнительно высокой доля ранней формы, привело к заключению о том, что у горбуши южных Курильских о-вов самки в среднем крупнее самцов (Иванков, 1968). Оно оказалось справедливым для продолжительного периода наблюдений (Каев et al., 2006), поскольку в период нерестового хода поздней формы длина тела самцов лишь уравнивается с таковой у самок (таблица). В то же время величина АИП у самок поздней формы достоверно меньше, чем у самок ранней формы, что и обуславливает меньшую величину ОИП у самок позднего срока хода по сравнению с самками ранней формы.

На примере речной и озёрной кеты *O. keta* южных Курильских о-вов было показано, что продуцирование большего количества икринок одноразмерными самками речного экотипа отражает более высокий уровень смертности, сложившийся в процессе воспроизводства (Каев, Ромасенко, 2010), что соответствует общей закономерности в динамике стада рыб (Никольский, 1974). По аналогии с этим можно предполагать и более высо-

кую смертность ранней формы горбуши в сравнении с её поздней формой. Об этом свидетельствует не только в среднем более низкая численность, но и её высокая изменчивость у ранней формы. Если средний уровень воспроизводительной способности популяции отражает специфические условия её существования, то её межгодовые изменения указывают на ответную реакцию к колебаниям этих условий. К примеру, у кеты при одновременном созревании поколения и, вследствие этого, менее выраженной в сравнении с горбушей зависимости величины АИП от размера самок репродуктивный гомеостаз популяции как поддержка уровня воспроизводства при ухудшении условий обитания реализуется через "старение" нерестовой части популяции, которое способствует повышению эффективности нереста (Каев, 2003). Можно полагать, что у горбуши при максимально упрощённой возрастной структуре популяций проще выражена и аналогичная реакция на изменения условий нагула. Действительно, при анализе многолетних трендов размерного состава обнаружены отнюдь не очевидные вследствие высокой межгодовой и внутригодовой изменчивости размерного состава изменения со-

отношения между самцами и самками по длине тела: при замедлении роста самки становятся относительно крупнее. Эту особенность, учитывая увеличение у горбуши плодовитости и размера икринок с укрупнением самок (Каев, 2003), вполне можно рассматривать как ответную реакцию популяции, позволяющую поддерживать воспроизводство при ухудшении условий нагула.

ВЫВОДЫ

1. При смене в период подходов к побережью ранней океанской формы горбуши на позднюю у горбуши зал. Анива и о-ва Итуруп наблюдается увеличение размеров самцов и уменьшение относительной индивидуальной плодовитости самок.

2. Численность ранней формы в среднем ниже и сильнее изменяется по годам, чем численность поздней формы горбуши, а продуцирование большего количества икринок одноразмерными самками этой формы отражает более высокий уровень смертности.

3. Соотношение численности горбуши разных темпоральных группировок определяется преимущественно условиями воспроизводства в пресноводном цикле.

4. В многолетней динамике размерного состава наблюдается изменение соотношения длины тела самцов и самок: при замедлении роста самки становились относительно крупнее. Эту особенность можно рассматривать как проявление репродуктивного гомеостаза популяции (крупные самки обладают большей по сравнению с мелкими плодовитостью), позволяющего поддерживать воспроизводство при ухудшении условий нагула.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Глубоковский М.К. 1995. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука, 343 с.
- Глубоковский М.К., Животовский М.К. 1986. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биология моря. № 2. С. 39–44.
- Гриценко О.Ф. 1981. О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 5. С. 787–799.
- Гриценко О.Ф. 1990. Популяционная структура сахалинской горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* // Там же. Т. 30. Вып. 5. С. 825–835.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В. К. 1987. Экология и воспроизводство кеты и горбуши. М.: Агропромиздат, 166 с.
- Ефанов В.Н. 1989. Популяционная структура горбуши, воспроизводящейся в реках Сахалинской области // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВО АН СССР. С. 52–65.
- Ефанов В.Н., Хоревин Л.Д. 1978. К вопросу о внутривидовой дифференциации горбуши залива Анива // Изв. ТИНРО. Т. 102. С. 84–89.
- Иванков В.Н. 1967. О сезонных расах горбуши // Там же. Т. 61. С. 143–151.
- Иванков В.Н. 1968. Особенности биологии тихоокеанских лососей южных Курильских островов в связи с проблемой внутривидовой дифференциации // Некоторые вопросы биологии и медицины на Дальнем Востоке. Владивосток: Изд-во ДВГУ. С. 175–177.
- Иванков В.Н. 1971. Сезонные расы горбуши Курильских островов // Уч. зап. ДВГУ. Т. 15. Вып. 3. Фауна и перспективы рыбохозяйственного освоения континентальных водоемов Дальнего Востока. С. 34–43.
- Иванков В.Н. 1986. Своеобразие популяционной структуры вида у горбуши и рациональное хозяйственное использование этого лосося // Биология моря. № 2. С. 44–51.
- Каев А.М. 2002. Временная структура миграционного потока горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в Охотское море // Изв. ТИНРО. Т. 130. С. 904–920.
- Каев А.М. 2003. Особенности воспроизводства кеты в связи с её размерно-возрастной структурой. Южно-Сахалинск: Изд-во СахНИРО, 288 с.
- Каев А.М., Антонов А.А. 2005. Динамика стада горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) залива Анива, остров Сахалин // Изв. ТИНРО. Т. 140. С. 45–60.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В. 2002. Покатная миграция и формирование изменчивости по длине тела у молоди горбуши и кеты // Там же. Т. 130. С. 797–806.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В. 2010. Морфобиологические особенности речной и озёрной форм кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) на южных Курильских островах // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 318–327.
- Каев А.М., Антонов А.А., Ким Х.Ю., Руднев В.А. 2004а. Показатели воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* южной части острова Сахалин // Тр. СахНИРО. Т. 6. С. 3–38.
- Каев А.М., Антонов А.А., Руднев В.А. 2004б. Необычный характер промысла горбуши в Сахалинской области в 2003 г. // Рыб. хоз-во. № 2. С. 23–25.
- Карпенко А.И. 1995. Исследование популяционной структуры горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Южного Сахалина // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 3. С. 322–327.
- Ким Х.Ю. 2005. Особенности воспроизводства горбуши разных генеративных линий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУТиУ, 21 с.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 447 с.
- Плохинский Н.А. 1970. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 367 с.
- Руднев В.А. 2007. Некоторые особенности промысла горбуши на различных участках юго-восточного Сахалина // Бюл. № 2 реализации “Концепции дальневосточной бассейновой программы изучения тихоокеанских лососей”. Владивосток: Изд-во ТИНРО. С. 256–259.
- Каев А.М., Чупахин В.М., Кручинин М.У. 2006. Reproduction indices of the Iturup Island pink salmon (Kuril Islands) // NPAFC. Doc. 977. P. 1–18.