

УДК 597.553.2(265.5)

А.М. Каев, Л.В. Ромасенко*

Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, 693023, г. Южно-Сахалинск, ул. Комсомольская, 196

ОСОБЕННОСТИ НЕРЕСТОВОГО ХОДА И ПОКАТНОЙ МИГРАЦИИ У ГОРБУШИ (*ONCORHYNCHUS GORBUSCHA*) НА О. КУНАШИР В СВЯЗИ С ЕЕ ТЕМПОРАЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ

Представлены результаты анализа материалов, собранных на Кунашире (южные Курильские острова) в 1990–2012 гг. при изучении динамики нерестовых подходов горбуши, численности и биологических показателей рыб, динамики покатной миграции молоди. Показано, что этот вид представлен на острове двумя темпоральными формами, смена которых в подходах, как и в соседних районах (о. Итуруп и зал. Анива в южной части о. Сахалин), тестируется по динамике уловов и появлению крупных самцов. Однако в отличие от Итурупа и зал. Анива на Кунашире наблюдаемое снижение относительной плодовитости самок при смене форм статистически незначимо, что связано с расположением Кунашира вблизи границы нерестовой части ареала горбуши, где, видимо, выше уровень смертности поздней формы. Межгодовые изменения в соотношении ранней и поздней форм в возвратах горбуши, судя по результатам сопоставления динамик покатной и нерестовой миграций, на Кунашире, как и в зал. Анива, определяются преимущественно условиями воспроизводства в течение пресноводного периода жизни.

Ключевые слова: горбуша, о. Кунашир, ранняя и поздняя форма, длина тела, плодовитость, численность, нерестовый ход, покатная миграция.

Каев А.М., Romasenko L.V. Characteristics of spawning run and downstream migration for pink salmon *Oncorhynchus gorbuscha* at Kunashir Island in relation to its temporal structure // Izv. TINRO. — 2013. — Vol. 173. — P. 67–76.

Abundance and biological parameters of pink salmon, dynamics of their spawning migration and downstream migration of their juveniles are analyzed on the data collected at Kunashir Island (Kuril Islands) in 1990–2012. The species is represented there by two temporal forms: early and late ones, which replacement could be observed in spawning runs both at the island and in adjacent areas at Iturup Island and southern Sakhalin Island as variations of total catch and the large-sized males occurrence. However, relative fecundity of the females does not decline significantly when one form replaces another at Kunashir Island, in contrast to the other areas, because of the following features of the pink salmon spawning related to location of Kunashir Island at the margin of its spawning area: i) relative fecundity of both temporal forms is similar at Kunashir; ii) both temporal forms are low-abundant at Kunashir, whereas the late form dominates at Iturup and south Sakhalin. Year-to-year changes of the temporal forms ratio are determined mainly by conditions of the freshwater period of the species life.

Key words: pink salmon, Kunashir Island, temporal form, body length, fecundity, abundance, spawning run, downstream migration.

* Каев Александр Михайлович, доктор биологических наук, заведующий отделом, e-mail: kaev@sakhniro.ru; Ромасенко Лариса Валериевна, научный сотрудник, e-mail: romas@sakhniro.ru.

Каев Alexander M., D.Sc., head of department, e-mail: kaev@sakhniro.ru; Romasenko Larisa V., researcher, e-mail: romas@sakhniro.ru.

Введение

При изучении горбуши в Сахалино-Курильском регионе ихтиологи давно обратили внимание на наличие отдельных группировок в процессе её нерестового хода. При построении иерархических моделей этим группировкам отводился более высокий ранг, чем локальным. В.Н. Иванков (1967, 1984) подразделял горбушу на этом уровне дифференциации на расы, другие исследователи считали их либо япономорской и тихоокеанской популяциями (Ефанов, Хоревин, 1978; Ефанов, 1989), либо популяциями 2-го ранга, в частности япономорской, охотоморской летней и охотоморской осенней, применительно к данному региону (Гриценко, 1981). По нашим воззрениям, основу уловов горбуши на восточном Сахалине и южных Курильских островах 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, 2002а). В настоящее время показано (Иванков, 2011), что темпоральные формы (сезонные расы) горбуши широко распространены по нерестовой части её ареала, а изменения численности и биологических показателей рыб каждой из форм свидетельствуют о характерных особенностях динамики их стад, как показано (Каев, 2012) для горбуши в зал. Анива (южная часть о. Сахалин) и на о. Итуруп. Уже по результатам первых наблюдений за горбушей Кунашира (южные Курильские острова) было высказано предположение, что ежегодно отмечаемые изменения динамики нерестовых подходов рыб и их биологических показателей также связаны с миграцией в реки разных темпоральных форм этого вида (Каев, Струков, 1999). Обобщение многолетних данных дало дополнительные подтверждения этой точке зрения (Ромасенко, 2012).

В данном сообщении представлены результаты анализа материалов в направлении выявления соотношения рыб раннего и позднего хода и их биологических показателей, а также степени сопряжённости по поколениям изменений в динамике покатной и нерестовой миграций с точки зрения темпоральной структурированности вида.

Материалы и методы

Наблюдения за воспроизводством горбуши на о. Кунашир начаты с 1990 г. Однако анализ выполнен в основном на материалах, собранных в 1994–2012 гг., т.е. в период регулярных ежегодных наблюдений за численностью молоди и взрослых рыб, а также за биологическими показателями горбуши в р. Илюшина, расположенной в центре тихоокеанского побережья острова. Определение численности зашедших лососей осуществлено двукратным (раннее обследование — в первой половине сентября, позднее — в начале октября) подсчётом рыб на отдельных, одних и тех же из года в год участках нерестилищ с последующей экстраполяцией этих данных на всю нерестовую площадь (Каев, Струков, 1999). В прочих реках наблюдения были эпизодическими, большей частью они сводились к определению численности лососей на отдельных участках нерестилищ для сопоставления с данными в р. Илюшина. Биологические анализы (9411 рыб, длина по Смитту, масса тела, пол, стадия зрелости гонад, плодовитость самок) выполнены по общепринятым методикам (Правдин, 1966) на рыбах из ежегодных исследовательских уловов в р. Илюшина и эпизодических уловов в других реках закидным неводом или накидной сетью, а также из промышленных уловов ставным неводом в бухте Первухина (центральная часть охотоморского побережья острова). По уловам ставных неводов (пассивное орудие лова) судили о динамике подхода рыб разных поколений к побережью.

Учёт покатной молоди проведен методом выборочных обловов, модифицированным к небольшим рекам (Воловик, 1967). Суммарная численность молоди, скатывавшейся с нерестилищ всех рек, рассчитана на основе коэффициента ската (количество покатников, мигрировавших от одной условной пары производителей) и суммарной численности рыб в реках острова. Численность возврата поколений определена как суммарное число рыб, выловленных при разных видах промысла (статистика уловов) и зашедших в реки на нерест.

В дополнение к этим ежегодно стандартно получаемым данным проведён анализ материалов для решения следующих задач.

Определение соотношения численности рыб ранней и поздней формы. Дату смены в подходах ранней формы на позднюю тестировали по динамике уловов и биологическим показателям рыб (рис. 1), как это было апробировано при изучении этого вида на о. Итуруп и в зал. Анива (Каев, 2012). Подход поздней формы сопровождается обычно появлением крупных рыб, особенно самцов, и кратковременным увеличением доли последних в уловах на фоне их постепенного снижения от начала к концу хода. Однако для тестирования в большей мере применяли динамику уловов, так как зачастую между датами сбора проб был слишком велик временной интервал (основной массив проб собран при исследовательском лове в реках, а не из промысловых уловов, как на Сахалине и Итурупе, вследствие чего на Кунашире меньшая частота их сбора). Кроме того, при лове закидным неводом самцы с развитыми брачными изменениями лучше облавливаются, чем самки. Поэтому для тестирования в большей мере использовали данные по длине тела, чем соотношение в уловах рыб разного пола.

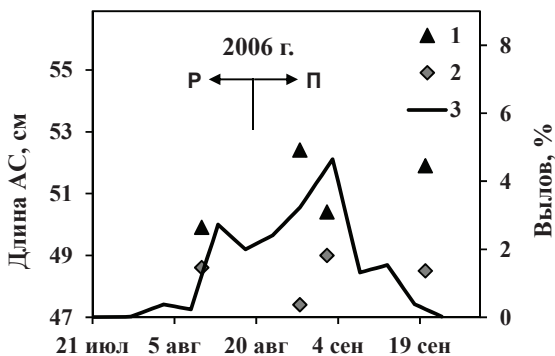
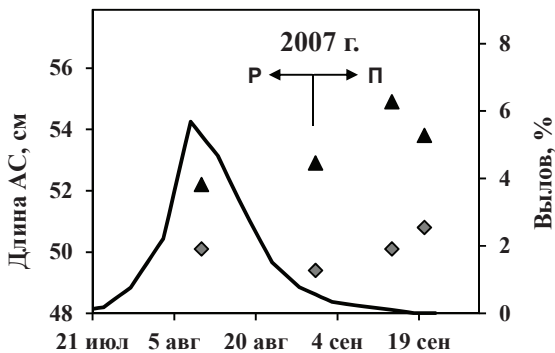


Рис. 1. Динамика уловов и длины (АС) самцов и самок горбуши на о. Кунашир в 2006, 2007 гг.: 1 — длина самцов, 2 — длина самок, 3 — вылов; стрелками обозначена смена ранней (Р) и поздней (П) форм

Fig. 1. Dynamics of catches and fork length for males and females of pink salmon at Kunashir Island in 2006 and 2007: 1 — length of males, 2 — length of females, 3 — catch; the arrows indicate the replacement of the early temporal form (P) by the late temporal form (II)



Известно, что темп полового созревания, рост и плодовитость — важнейшие показатели, характеризующие воспроизводительную способность популяций рыб (Монастырский, 1949; Поляков, 1975). Темп полового созревания для анализа горбуши не актуален, так как за редким исключением она возвращается на нерест, в частности в реки Кунашира, в возрасте 1+ (Каев, 2002б). В связи с этим у разных темпоральных форм горбуши проанализирована длина по Смитту (АС) у рыб разного пола, а также абсолютная (АИП) и относительная (ОИП) индивидуальная плодовитость самок. С учётом наложения сроков хода этих форм для корректного сопоставления биологических показателей рыб использованы только пробы, собранные в течение периодов, отстоящих на 5 сут в обоих направлениях от ориентировочной даты смены форм.

Сопоставление динамик нерестовой и покатной миграций. Изначально изучение этого вопроса вытекало из предположения, что структурированность нерестового хода горбуши (темпоральные формы) может сказываться на динамике ската молоди (Иванков, 1971; Гриценко и др., 1987). Это действительно нашло подтверждение при изучении горбуши в некоторых районах, однако методы сопоставления динамик ска-

та и возврата, учитывая их различную и меняющуюся по годам длительность, были несовершенно (Каев, Ромасенко, 2002; Ким, 2005). В настоящей работе использован подход, апробированный при исследовании горбуши зал. Анива (Каев, 2012). Одной из причин изменений продолжительности хода горбуши, фиксируемой по уловам ставных неводов, является более ранняя или, напротив, поздняя фиксация уловов в промысловой статистике при, соответственно, урожайных или слабых подходах. Равным образом учёт молодежи в некоторые годы начинали позже или заканчивали раньше того, как уже или ещё скатывались отдельные мальки. Для уменьшения влияния таких случайных отклонений при анализе динамик исключены дни с уловом менее 0,05 % от суммарного вылова. Полученные распределения по ежесуточной динамике ската и промысловым уловам приведены к 100 % и нормированы (растягивание или сжатие) 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 2,5, в среднем 0,5 % значений) распределения вновь приведены к 100 % и нормированы к 24 сут. Таким способом сопоставлены динамики ската молодежи, последующего возврата горбуши и очередного ската молодежи после её нереста.

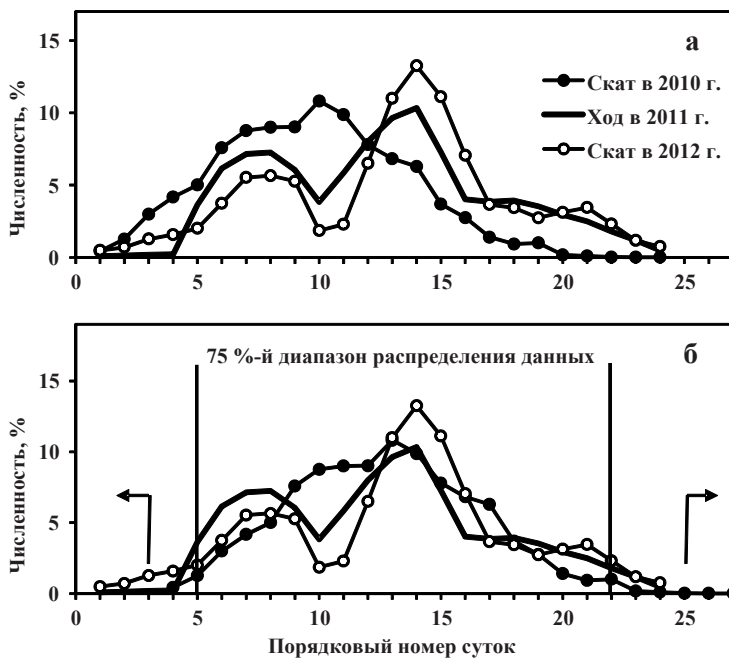


Рис. 2. Совмещение распределений динамики подходов горбуши и покатной миграции молодежи: **а** — исходные распределения, **б** — совмещение распределений; стрелками обозначены удаляемые фрагменты распределений (пояснения в тексте)

Fig. 2. Overlapping of distribution patterns for dynamics of the pink salmon spawning and downstream migration: **a** — initial distributions, **б** — overlapped distributions; the arrows indicate the fragments subjected to exclusion (detailed explanation in the text)

Статистическая обработка выполнена с применением пакета программы Microsoft Excel и в соответствии с рекомендациями Н.А. Плохинского (1970). В таблицах и в тексте использованы следующие символы: M — среднее значение, SD — стандартное отклонение, r — коэффициент корреляции, λ — критерий различий между распределениями эмпирических частот, p — уровень значимости нуль-гипотезы, n — объём выборки. Достоверность различия между средними значениями оценена по критерию Фишера (F).

Результаты и их обсуждение

Численность ранней формы горбуши в среднем за 19 лет наблюдений на Кунашире была равной 1769 тыс. рыб (от 153 до 6408 в разные годы), поздней — 1342 тыс.

рыб (350–3959) (рис. 3), т.е. номинально по численности доминировала ранняя форма. В разные годы её доля в возвратах составляла от 23,3 до 87,2 %, в среднем 53,0 %. В то же время если рассматривать долю форм по разным генеративным линиям, то в нечётные годы заметно доминировала ранняя форма (67,2 %), а в чётные — поздняя форма, но менее заметно (59,7 %). Смена форм в подходах горбуши происходила во второй половине августа, причём сроки смены зависели от соотношения численности рыб разных форм, смещаясь на более поздние даты с увеличением доли ранней формы (см. рис. 1). Ранняя форма горбуши характеризовалась более высокой изменчивостью численности. Так, у этой формы дочернее поколение отличалось от родительского по численности в большую или меньшую сторону в 2,22 раза, а у поздней — только в 1,67 раза, причём увеличение численности ранней формы ($r = 0,90$) чаще, чем поздней ($r = 0,79$), приводило к росту общей численности возврата у изученных 19 поколений.

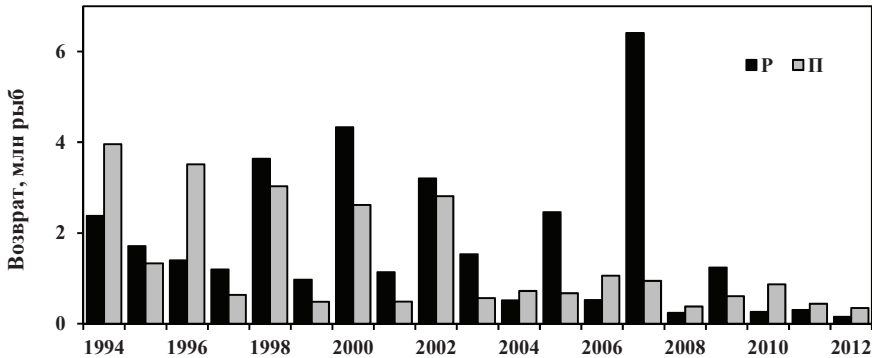


Рис. 3. Количественное соотношение ранней (P) и поздней (I) форм в возвратах горбуши на о. Кунашир в 1994–2012 гг.

Fig. 3. Quantitative ratio between the early (P) and late (I) temporal forms in the pink salmon returns to Kunashir Island in 1994–2012

Рыбы ранней и поздней форм различаются по длине тела, рыбы поздней формы крупнее (см. таблицу). Однако у самок это укрупнение не так ярко выражено ($p < 0,050$), как у самцов ($p < 0,001$). Вследствие этого различие между самцами и самками по длине тела у поздней формы ($F = 20,6$; $p < 0,001$) существеннее, чем у ранней ($F = 3,5$; $p > 0,050$). Величина АИП у самок поздней формы несколько ниже ($p > 0,05$), но за счёт их большей длины тела при сравнении разных форм более заметной становится разница по ОИП, но и она является статистически недостоверной.

Средние значения длины (АС) рыб, абсолютной (АИП) и относительной (ОИП) плодовитости самок у ранней и поздней форм горбуши за период наблюдений в реках о. Кунашир

Average values of body length (AC), absolute fecundity (AIP), and relative fecundity (OIP) for pink salmon females of the early form at Kunashir Island

Показатель	Ранняя форма		Поздняя форма		F
	M	SD	M	SD	
Самцы: АС, см	50,20	1,69	52,60	1,97	16,24
Самки: АС, см	49,30	1,14	50,10	1,28	4,43
АИП, шт.	1561	101	1551	126	0,07
ОИП, шт.	31,60	1,61	30,80	1,95	1,79
n = 18 (4,1 – 7,4 – 13,1)					

Примечание. n — число поколений, в скобках указаны критические значения преобразованного критерия Фишера для трёх стандартных уровней значимости при данном объёме выборки.

При обнаружении разных темпоральных форм у горбуши сначала предполагалось (Иванков, 1971; Гриценко и др., 1987), а затем и показано (Каев, Ромасенко, 2002; Ким, 2005; Каев, 2012), что их наличие проявляется в особенностях не только нерестовой

динамики, но и покатной миграции, т.е. если происходят существенные изменения в соотношении долей разных темпоральных форм горбуши, то сопоставление динамик покатной миграции молоди и возврата рыб соответствующих поколений даёт возможность выяснить, на каком периоде жизненного цикла (морском или пресноводном) закладываются эти изменения. Судя по значениям критерия λ , достоверно различались между собой пары распределений, характеризующие скат молоди и последующий возврат рыб в 1997 ($p < 0,001$) и 1999 гг. ($p < 0,010$). У распределений, характеризующих возврат рыб и последующий скат молоди, таких пар с достоверным уровнем различий больше: в 1998, 2008 гг. ($p < 0,050$), в 2004 ($p < 0,010$) и в 1997, 2005 гг. ($p < 0,001$). Однако по данному показателю сложно судить о характере изменений, происходящих в распределениях (рис. 4). Для их выявления сделаны расчёты, аналогичные применённым при изучении горбуши в зал. Анива (Каев, 2012). Зная долю ранней горбуши в возвратах поколений, несложно определить условную дату смены темпоральных форм на распределениях, нормированных к 24 сут, и рассчитать сумму значений до этой условной даты в левой части распределений, характеризующих скат молоди. Разница в сумме таких значений между распределениями ската молоди и последующего возврата производителей 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 $-40,8$ до $33,9$ %. В парах «скат—возврат» в 4 случаях отклонения превысили уровень $0,5 SD$ и ещё в 2 — уровень SD . В парах «возврат—скат» таких отклонений больше, соответственно 7 ($> 0,5 SD$) и 3 ($> SD$). Этот перечень существенных отклонений шире прежнего. В него вошли все пары распределений, достоверность расхождений в которых определена по критерию λ , а также ещё 9 пар со значениями λ от $0,76$ до $1,29$, в среднем $1,10$, т.е. близким к первому пороговому значению ($1,36$ при $p = 0,05$). Такая оценка в большей мере отвечает задачам исследования. К примеру, в 2011 г. в парах распределений «скат—возврат» и «возврат—скат» с малыми значениями λ (соответственно $0,64$ и $0,83$) видны существенные расхождения в конфигурации кривых (см. рис. 4), что и нашло отражение в увеличении отклонений при анализе доли ранних мигрантов. Относительно выявленных существенных расхождений между долями ранних мигрантов при покатной и нерестовой миграции следует также обратить внимание на неравномерность их встречаемости во временном диапазоне изученных поколений. Так, из 5 отклонений, превышающих уровень SD , 4 приходятся на поколения 1997, 1998 и 1999 гг., причём два наибольших — на поколение 1997 г. Нечто подобное (всплеск и далее затухающий процесс), но при меньшей амплитуде наблюдалось у ряда поколений начиная с 2008 г.

Констатируя вышеизложенное, отметим, что из 19 изученных поколений при возврате 12 из них по численности доминировала ранняя форма горбуши. В то же время её доминирование в большей мере проявилось по линии нечётных лет. Рыбы поздней формы отличаются большей длиной тела, особенно самцы. Самки поздней формы несколько менее плодовиты, но вследствие более крупных размеров тела у них заметно меньшей становится величина относительной плодовитости, но разница между разными формами в обоих случаях (по АИП и ОИП) статистически недостоверна. Судя по изменениям доли ранних мигрантов при покатной и нерестовой миграциях, процесс формирования соотношения в поколениях горбуши ранней и поздней форм в большей мере связан с особенностями воспроизводства в пресноводный период жизни. Возникает вопрос, как это соотносится с проявлением темпоральных форм в динамике стад горбуши соседних районов — зал. Анива и о. Итуруп (Каев, 2012).

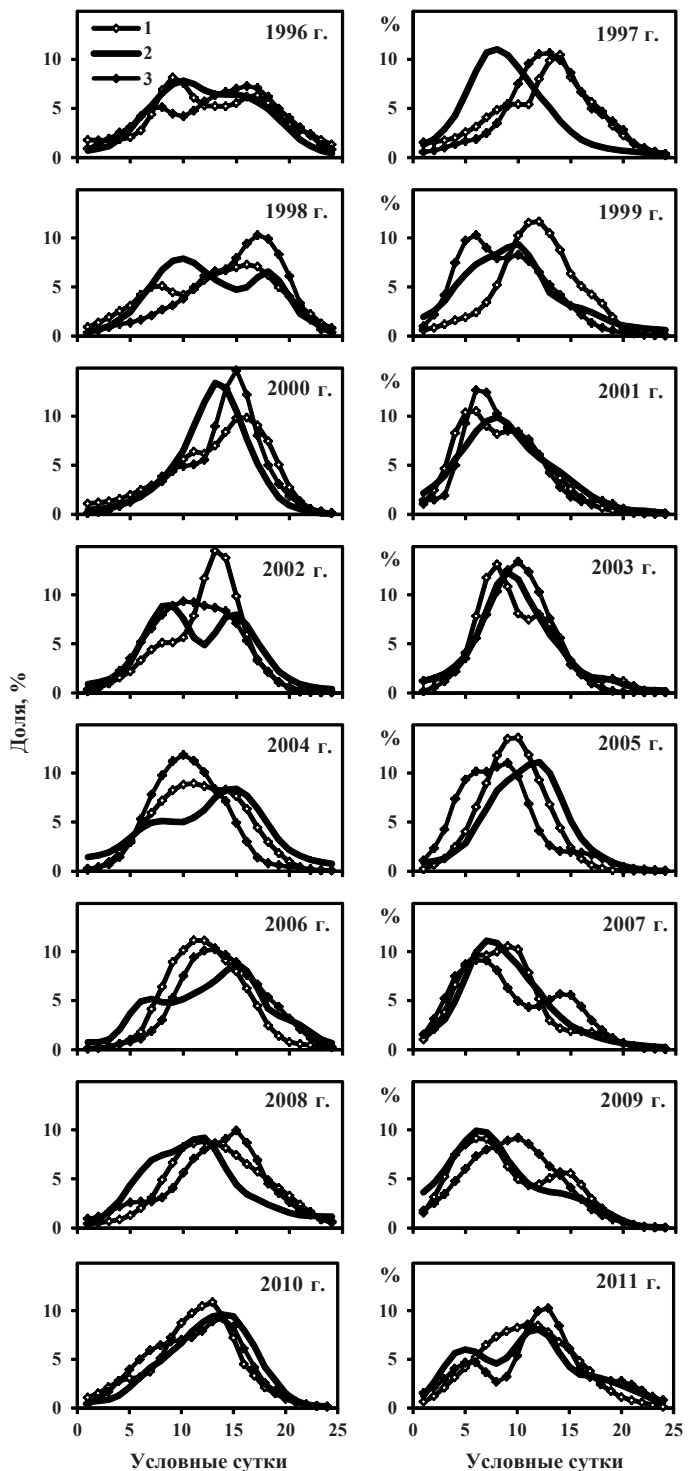
Общим для всех районов является увеличение размеров самцов и уменьшение ОИП самок при смене сезонных форм горбуши. Однако эти процессы имеют свои особенности в каждом из районов. В зал. Анива смена форм сопровождается укрупнением рыб, наиболее заметным у самцов, в результате чего, будучи более мелкими

Рис. 4. Динамика ската молоди и возврата производителей горбуши на о. Кунашир в 1996–2011 гг. (указан год возврата поколения): 1 — скат молоди, 2 — возврат этого поколения, 3 — последующий скат молоди дочернего поколения

Fig. 4. Dynamics of the pink salmon offsprings downstream migration and spawners returns to Kunashir Island in 1996–2011 (the years of spawners returns are shown): 1 — downstream migration of offspring, 2 — return of this generation spawners, 3 — subsequent downstream migration of progeny

при ходе ранней формы, они становятся затем крупнее самок. На о. Итуруп, где самки отличаются крупными размерами уже при ходе ранней формы и остаются такими же крупными при ходе поздней формы, укрупнение самцов при появлении поздней формы лишь уравнивает их по длине тела с самками. На о. Кунашир, как и в зал. Анива, появление поздней формы сопровождается укрупнением рыб обоих полов, однако самцы уже при ходе ранней формы обычно доминируют по длине тела. И хотя суммарная за годы наблюдений разница по длине тела рыб разного пола у ранней формы статистически незначима (см. таблицу), но всё-таки в 12 из 19 изученных поколений самцы были крупнее, в 2 — одинаковы по длине и только в 5 поколениях они были мельче самок. Однако в результате скачкообразного увеличения длины тела самцов в уловах горбуши на Кунашире при появлении её поздней формы они становятся в среднем ещё крупнее самок и уже с высоким уровнем статистической значимости при оценке этой разницы. И это несмотря на то, что в дальнейшем по мере хода поздней формы их длина прирастает уже не так заметно и даже может несколько уменьшаться у некоторых поколений (Ромасенко, 2012).

На примере речного и озёрного экотипов кеты южных Курильских островов было показано, что продуцирование большего количества икринок одноразмерными самками речной формы отражает более высокий уровень смертности, сложившийся в процессе



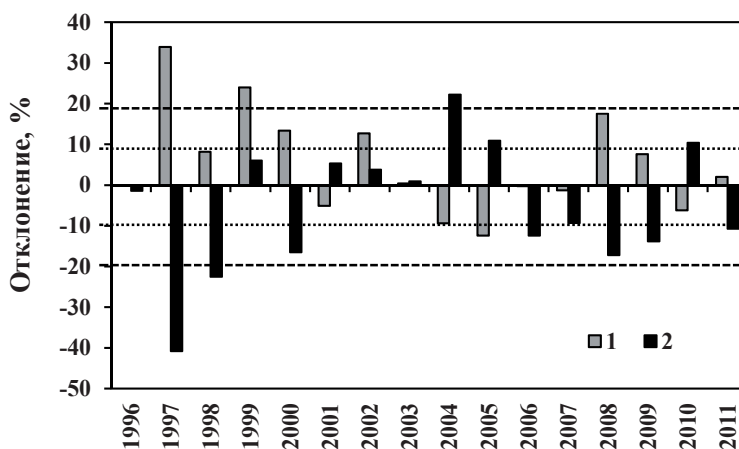


Рис. 5. Изменения в поколениях горбуши 1996–2011 гг. (по году возврата) разницы в доле ранних мигрантов при сопоставлении ската молоди с последующим возвратом рыб (1) и затем этого возврата производителей со скатом дочернего поколения (2): пунктиром показаны границы распределения значений для диапазона $\pm 0,5 SD$, штрихом — для $\pm SD$

Fig. 5. Difference between the early form portion for offsprings and spawners of the same generation (1) and between this portion for spawners and progeny offsprings (2), by generations of pink salmon at Kunashir Island (indicated by the year of returns); dotted lines show the range $\pm 0.5 SD$, shade lines show the $\pm SD$

воспроизводства (Каев, Ромасенко, 2010), что соответствует общей закономерности в динамике стада рыб (Никольский, 1974). По аналогии с этим предположено (Каев, 2012), что высокие значения *ОИП* у самок ранней формы также отражают присущий ей более высокий уровень смертности в жизненном цикле, о чём свидетельствует не только в среднем более низкая численность, но и её высокая изменчивость у этой формы. С этой точки зрения горбуша Кунашира является как бы исключением. Ведь у неё чаще в возвратах доминировала ранняя форма, а величина *ОИП* у самок этой формы хотя и была меньшей, чем у самок поздней формы, но уровень статистической значимости этой разницы был существенно ниже ($p > 0,050$), чем в соседних районах ($p < 0,001$). Но этому есть свои объяснения. С одной стороны, горбушу на Кунашире изучали в период подъёма её численности, начавшегося в регионе на рубеже 1980–1990-х гг., в то время как исследованиями в соседних районах охвачены и более ранние годы. При этом рост численности горбуши на Кунашире обеспечивался преимущественно её ранней формой. И, видимо, не случайно в последние годы, когда до минимальных размеров сократился уровень запаса горбуши на острове, в возвратах стали устойчиво доминировать рыбы поздней формы (см. рис. 3). С другой стороны, Кунашир расположен на окраине нерестовой части ареала этого вида, что отражается на условиях его воспроизводства. В частности, в динамике стада выражено влияние факторов, зависимых от плотности, а высокий уровень смертности поколений не обеспечивает в некоторые годы даже возврат, требуемый для полного заполнения нерестилищ (Каев, Ромасенко, 2007). В такой ситуации несколько уравнивается эффективность воспроизводства у разных форм. Так, если величина *ОИП* у самок ранней формы примерно одинакова в разных районах (зал. Анива — $31,30 \pm 1,52$, о. Итуруп — $31,70 \pm 1,34$ и о. Кунашир — $31,60 \pm 1,27$ икринок), то у самок поздней формы это относится только к первым двум районам (соответственно $28,60 \pm 1,93$ и $29,0 \pm 1,51$ икринок), а на Кунашире её значение ($30,8 \pm 1,40$ икринок) приближается к таковому у ранней формы. И в связи с этим, видимо, также не является случайной небольшая разница в кратности изменений численности между дочерними и родительскими поколениями у разных форм горбуши на о. Кунашир в сравнении с таковой в соседних районах.

И наконец, из сопоставления динамик нерестовой и покатной миграций следует, что наблюдавшиеся изменения в соотношении долей разных форм в возвратах горбуши

на Кунашире и в зал. Анива определялись преимущественно в течение пресноводного периода формирования численности. Это привлекает внимание, так как при получении такого результата для анивской горбуши (Каев, 2012) было подозрение, что в его появлении сыграли роль меры по регулированию пропуска производителей на нерестилища, когда в условиях маловодности рек в летнюю межень (июль — первая половина августа) большую часть рыб из головной части нерестового потока вылавливали на заграждениях в устье рек для предотвращения массовых заморов. Однако на Кунашире такое регулирование практически не применялось, тем не менее результат идентичен. О естественном происхождении этого процесса можно судить также по тому факту, что в обоих районах наиболее сильные изменения в соотношении темпоральных форм наблюдались в течение коротких периодов (возврат трёх-четырёх поколений), чередуясь с периодами относительной стабильности этого показателя.

Заключение

На о. Кунашир горбуша представлена двумя темпоральными формами, смена которых в подходах, как и в соседних районах (о. Итуруп, зал. Анива), тестируется по динамике уловов и появлению крупных самцов. Однако в отличие от Итурупа и зал. Анива наблюдаемое снижение относительной плодовитости самок при смене форм на Кунашире статистически незначимо. Данная особенность связана с расположением Кунашира вблизи границы нерестовой части ареала горбуши, что накладывает отпечаток на условия воспроизводства (Каев, Romasenko, 2007), в большей мере, видимо, увеличивая уровень смертности поздней формы. На это указывают следующие признаки. Во-первых, значения относительной плодовитости близки между собой при сопоставлении самок как ранней формы из трёх рассматриваемых районов, так и поздней формы с Итурупа и из зал. Анива, в то время как поздняя форма с Кунашира занимает по этому показателю промежуточное положение между указанными группами. Во-вторых, если на Итурупе, и особенно в зал. Анива, ранняя форма отличается высоким темпом прироста или сокращения численности дочернего поколения по отношению к родительскому, то на Кунашире отмечается наименьшая разница между разными формами по этому критерию. В-третьих, в отличие от Итурупа и зал. Анива, где при сравнительно высоком уровне запаса горбуши (Каев, 2011) в возвратах заметно доминирует поздняя форма, на Кунашире обе темпоральные формы малочисленны и в среднем сопоставимы по величине между собой. Межгодовые изменения в соотношении ранней и поздней форм в возвратах горбуши, судя по результатам сопоставления динамик покатной и нерестовой миграций, на Кунашире, как и в зал. Анива, определяются преимущественно условиями воспроизводства в течение пресноводного периода жизни.

Список литературы

- Воловик С.П.** Методы учёта и некоторые особенности поведения покатной молоди горбуши в реках Сахалина // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 104–117.
- Гриценко О.Ф.** О популяционной структуре горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Вопр. ихтиол. — 1981. — Т. 21, вып. 5. — С. 787–799.
- Гриценко О.Ф., Ковтун А.А., Косткин В.К.** Экология и воспроизводство кеты и горбуши : монография. — М. : Агропромиздат, 1987. — 166 с.
- Ефанов В.Н.** Популяционная структура горбуши, воспроизводящейся в реках Сахалинской области // Резервы лососевого хозяйства Дальнего Востока. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1989. — С. 52–65.
- Ефанов В.Н., Хоревин Л.Д.** К вопросу о внутривидовой дифференциации горбуши залива Анива // Изв. ТИНРО. — 1978. — Т. 102. — С. 84–89.
- Иванков В.Н.** Внутривидовая дифференциация и популяционная организация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в различных частях ареала // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 167. — С. 64–76.
- Иванков В.Н.** О сезонных расах горбуши // Изв. ТИНРО. — 1967. — Т. 61. — С. 143–151.
- Иванков В.Н.** Причины периодических и ежегодных флюктуаций численности и изменений биологических признаков горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) (Salmonidae) южных Курильских островов // Вопр. ихтиол. — 1984. — Т. 24, вып. 6. — С. 895–906.

- Иванков В.Н.** Сезонные расы горбуши Курильских островов // Учён. зап. ДВГУ. — 1971. — Т. 15, вып. 3. — С. 34–43.
- Каев А.М.** Временная структура миграционного потока горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* в Охотское море // Изв. ТИНРО. — 2002а. — Т. 130. — С. 904–920.
- Каев А.М.** О поимке горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* редкого возраста // Биол. моря. — 2002б. — № 6. — С. 457–458.
- Каев А.М.** Оценка эффективности прогнозирования и управления промыслом горбуши в Сахалино-Курильском регионе // Изв. ТИНРО. — 2011. — Т. 167. — С. 32–53.
- Каев А.М.** Темпоральная структура и некоторые вопросы динамики стада горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Salmonidae) // Вопр. ихтиол. — 2012. — Т. 52, № 1. — С. 62–71.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В.** Морфобиологические особенности речной и озёрной форм кеты *Oncorhynchus keta* (Salmonidae) на южных Курильских островах // Вопр. ихтиол. — 2010. — Т. 50, № 3. — С. 318–327.
- Каев А.М., Ромасенко Л.В.** Покатная миграция и формирование изменчивости по длине тела у молоди горбуши и кеты // Изв. ТИНРО. — 2002. — Т. 130. — С. 819–828.
- Каев А.М., Струков Д.А.** Некоторые параметры воспроизводства горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* и кеты *Oncorhynchus keta* острова Кунашир // Рыбохозяйственные исследования в Сахалино-Курильском районе и сопредельных акваториях. — Южно-Сахалинск : СахНИРО, 1999. — Т. 2. — С. 38–51.
- Ким Хе Юн.** Особенности воспроизводства горбуши разных генеративных линий : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУТиУ, 2005. — 21 с.
- Монастырский Г.Н.** О типах нерестовых популяций у рыб // Зоол. журн. — 1949. — Т. 28, вып. 6. — С. 535–544.
- Никольский Г.В.** Теория динамики стада рыб : монография. — М. : Пищ. пром-сть, 1974. — 447 с.
- Плохинский Н.А.** Биометрия : монография. — М. : МГУ, 1970. — 367 с.
- Поляков Г.Д.** Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб : монография. — М. : Наука, 1975. — 159 с.
- Правдин И.Ф.** Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). — М. : Пищ. пром-сть, 1966. — 376 с.
- Ромасенко Л.В.** Динамика стада горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) острова Кунашир // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 168. — С. 42–58.
- Каев А.М., Romasenko L.V.** Possible causes and effects of shifts in trends of abundance in pink salmon in Kunashir Island, a southernmost population in Asia // Bull. NPAFC. — 2007. — № 4. — P. 319–326.

Поступила в редакцию 11.12.12 г.